



SHOUT
SHARE IT

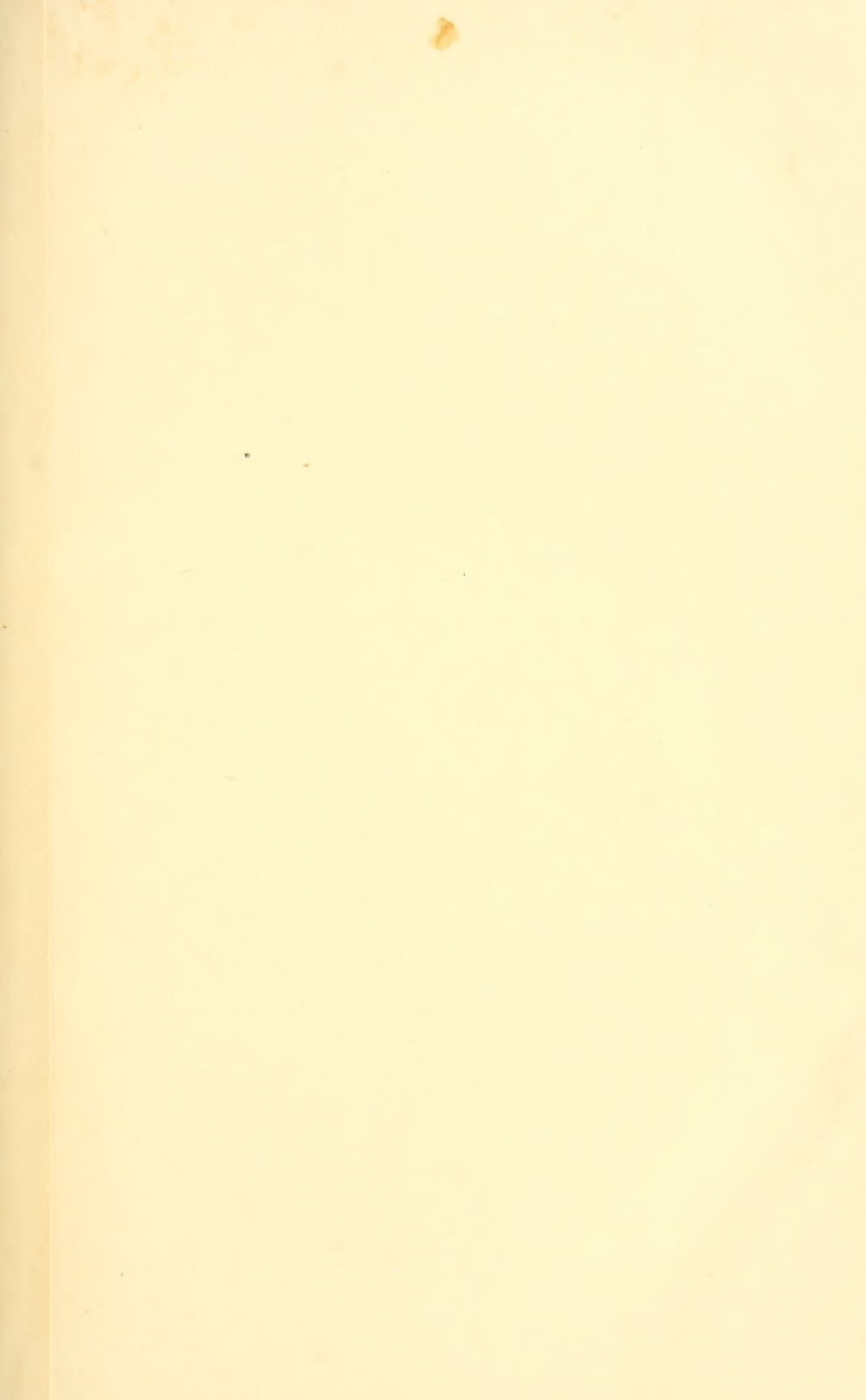
BULLETIN SCIENTIFIQUE
DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE



TOME XXXIX.

Sixième Série. — Huitième Volume

1905.





P.-J.-G. CABANIS

1757-1808

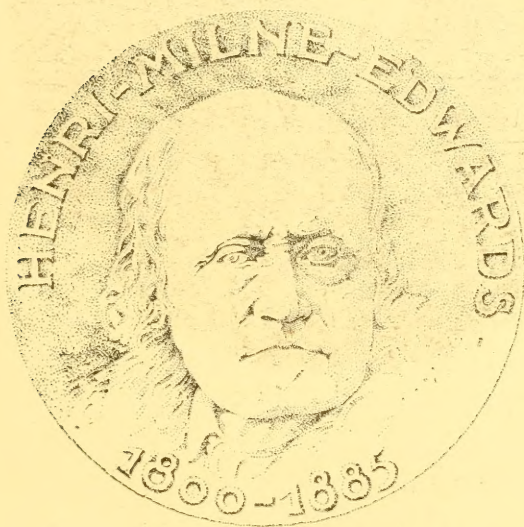
BULLETIN SCIENTIFIQUE

DE LA FRANCE
ET DE LA BELGIQUE

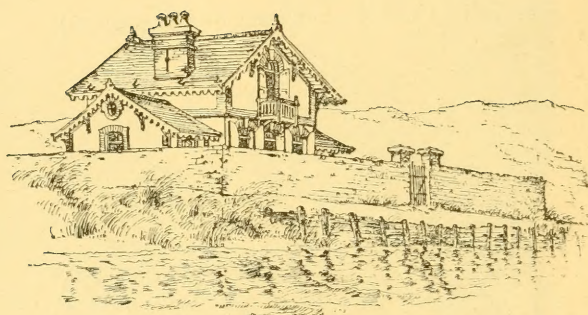
PUBLIÉ PAR

ALFRED GIARD,

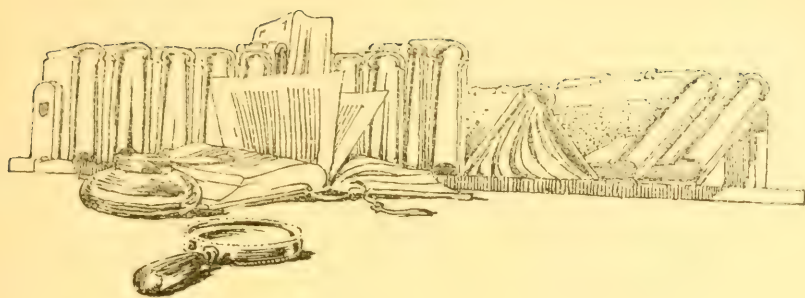
MEMBRE DE L'INSTITUT,
PROFESSEUR A LA SORBONNE (FACULTÉ DES SCIENCES).



PARIS,
LABORATOIRE D'ÉVOLUTION DES ÊTRES ORGANISÉS,
3, RUE D'ULM.



1285



TABLE

	Pages
BORDAGE (EDMOND). — Recherches anatomiques et biologiques sur l'Autotomie et la Régénération chez divers Arthropodes (22 fig. dans le texte et Planche VI)...	307
Table.....	454
BOUNHIOL (D ^r JEAN-PAUL). — Recherches expérimentales sur la respiration aquatique. — II. La respiration des Poissons marins dans ses rapports avec la captivité et la pisciculture (1 fig. dans le texte et Planche V)	227
Table.....	305
BOUVIER (E.-L.). — Observations nouvelles sur les Crevettes de la famille des Atyidés (26 fig. dans le texte).....	57
CHaine (JOSEPH). — Le dépresseur de la mâchoire inférieure, son étude comparative chez les Vertébrés, sa signification morphologique (10 fig. dans le texte et Planches I et II)	1
Table.....	56
CHaine (JOSEPH). — La langue des Oiseaux. Etude de myologie comparative (1 fig. dans le texte et Planche VII)	487
DOP (PAUL). — Sur un nouveau Champignon, parasite des Coccides du genre <i>Aspidiotus</i> (3 fig. dans le texte)...	135

GIARD (ALFRED). — La pœcilogonie	153
GIARD (ALFRED). — Sur la prétendue nocivité des Huîtres....	189
GIARD (ALFRED). — Les tendances actuelles de la morphologie et ses rapports avec les autres sciences....	455
HERVÉ (D ^r GEORGES). — Un transformiste oublié: Cabanis (Portrait)	505
KÜNCKEL D'HERCULAIS (J.). — Les Lépidoptères limacodides et leurs Diptères parasites, Bombylides du genre <i>Systropus</i> . Adaptation parallèle de l'hôte et du parasite aux mêmes conditions d'existence (1 fig. dans le texte et Planches III et IV).....	141





LE DÉPRESSEUR
DE LA MACHOIRE INFÉRIEURE
SON ÉTUDE COMPARATIVE CHEZ LES VERTÉBRÉS
SA SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE

PAR

JOSEPH CHAINE,

DOCTEUR ÈS-SCIENCES, PRÉPARATEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BORDEAUX.

Planches I et II

INTRODUCTION

Les muscles qui, chez les Vertébrés, servent à abaisser la mandibule, varient suivant les ordres considérés : chez les Poissons, ce sont les *génio-hyoïdiens* ; chez les Batraciens, les Reptiles et les Oiseaux, ce sont les *dépresseurs de la mâchoire inférieure* ; chez les Mammifères, ce sont les *digastriques*. Ces trois sortes de formations diffèrent entre elles par leur manière d'être générale, leur innervation, leurs rapports, leurs insertions.

Ces muscles appartenant à des régions anatomiques voisines et concourant à la même fonction, il est permis de se demander si ce sont bien là des formations absolument indépendantes l'une de l'autre, comme les différences qu'elles présentent semblent l'indiquer au premier abord, ou bien si, malgré ces divergences, elles ne sont pas reliées entre elles par certain degré de parenté.

Dans un précédent travail ⁽¹⁾, j'ai étudié les muscles génio-hyoïdien et digastrique dans l'embranchement des Vertébrés et j'ai alors montré les relations qui existent entre ces deux formations. Il me restait à étudier le dépresseur de la mâchoire inférieure chez les Batraciens, les Reptiles et les Oiseaux, et à chercher comment ce muscle se comporte par rapport aux deux autres; c'est ce que je me suis proposé de faire dans ce nouveau travail. J'ai divisé cette étude en deux parties; dans la première, je décris le dépresseur de la mâchoire inférieure chez différentes espèces ⁽²⁾; dans la deuxième, d'après les résultats précédents, je donne un résumé général du muscle et je termine par quelques considérations sur sa signification morphologique.

J. C.

Bordeaux, décembre 1903.

(Travail du Laboratoire d'Anatomie comparée et d'Embryogénie de la Faculté des Sciences de Bordeaux).

⁽¹⁾ Anatomie comparée de certains muscles sus-hyoïdiens (*Bulletin scientifique*, XXXV, 1901).

⁽²⁾ J'ai groupé les espèces par classe. Au début de l'étude de chaque classe, je donne une courte description schématique du muscle avec sa synonymie et je termine par un résumé général.



PREMIÈRE PARTIE

DESCRIPTION DU DÉPRESSEUR DE LA MÂCHOIRE INFÉRIEURE
CHEZ DIFFÉRENTES ESPÈCESBATRACIENS ⁽¹⁾

GÉNÉRALITÉS.

Le dépresseur de la mâchoire inférieure des Batraciens est un muscle généralement très développé, situé sur les côtés de la tête et du cou, en arrière de l'oreille; c'est ainsi qu'il peut s'étendre depuis la région tympanique jusque vers le milieu de la région scapulaire. Ses insertions supérieures se font sur tout ou partie, suivant les cas, des points suivants: os tympanique, *fascia dorsalis*, arcs branchiaux; les insertions inférieures ont toujours lieu sur la partie de la mandibule qui est située en arrière de l'articulation de celle-ci. Le plus souvent, le muscle a la forme d'une lame musculaire d'aspect triangulaire à sommet inférieur. Les auteurs ont généralement considéré les faisceaux craniens, d'une part, et ceux s'insérant sur d'autres parties du squelette, d'autre part, comme constituant deux muscles distincts, auxquels ils ont donné des noms différents; pour plusieurs raisons que j'énumérerai dans la deuxième partie de ce travail, je considère ces faisceaux comme formant seulement des chefs d'insertion d'un même muscle.

Les rapports du dépresseur sont assez constants. Il est très superficiel et n'est recouvert que par les téguments; par contre, il peut recouvrir certains muscles qui descendent du crâne sur la mandibule, tels que le petro-maxillaire (Grenouille), ainsi que les muscles de la nuque et ceux de la région dorsale antérieure lorsqu'il s'étend

(1) Chez les Poissons, il n'existe pas de dépresseur de la mâchoire inférieure, ou, du moins, je ne l'ai jamais rencontré chez ces êtres, pas plus, d'ailleurs, que d'autre formation, musculaire ou tendineuse, pouvant lui être homologuée.

jusque sur l'omoplate. Enfin, chez les Urodèles, il entre en relation avec la région branchiale.

Le muscle est innervé par le facial.

SYNONYMIE

Le dépresseur de la mâchoire inférieure des Batraciens a reçu des auteurs une foule de dénominations.

1^o Chez les Batraciens anoures, il a été appelé *Depressor maxillæ inferior*, par ECKER, LEDEBOER, ZENKER ; — *tympano-maxillaire (digastricus maxillæ)*, par HOFFMANN ; — *sus-occipito-dorso-angulaire*, par DUGÈS ; — *Digastricus maxillæ inferior*, par KLEIN ; — *Digastricus* ⁽¹⁾, par COLLAN, VON ALTENA.

Des auteurs ont donné un nom différent à chacun des deux faisceaux que peut présenter ce muscle. C'est ainsi que le faisceau antérieur, qui s'insère sur le crâne, a été appelé *Senker des Unterkiefers*, par STANNIUS et *tympano-maxillaris*, par VOLKMANN ; tandis que le faisceau postérieur, qui se fixe sur le *fascia dorsalis*, recevait les noms de *vertebro-mandibularis*, de STANNIUS, et de *vertebro-maxillaris*, de VOLKMANN.

2^o Chez les Batraciens urodèles, le dépresseur de la mâchoire inférieure a été dénommé *Depressor maxillæ inferioris*, par VON SIEBOLD ; — *depressor mandibulæ* ; — *muscle to open the lower jaw*, par RYMER JONES ; — *temporo angulaire*, par DUGÈS ; — *cephalo-dorso-maxillaris (digastricus maxillæ)* ⁽¹⁾, par HOFFMANN ; — *occipito-mandibularis s. digastricus*, par OWEN ; — *digastrique* ⁽¹⁾, par LÉON VAILLANT ; — *Digastricus* ⁽¹⁾, par FISCHER, STANNIUS ; — *Digastric* ⁽¹⁾, par MIVART, etc.

DESCRIPTION DES ESPÈCES

Le dépresseur de la mâchoire inférieure de la Grenouille verte (*Rana esculenta* L.) est très développé et s'étend depuis le bord postérieur du trou auditif jusqu'à la moitié postérieure de l'omoplate ;

(1) Ce nom a été donné à ce muscle par analogie de fonction avec celui qui, chez les Mammifères, a pour rôle d'ouvrir la bouche, mais avec lequel, comme je me propose de le démontrer dans ce travail, il n'a aucun point morphologique commun.

c'est-à-dire qu'il recouvre la partie postérieure de la tête et la partie antérieure du tronc. Il a une forme triangulaire à sommet inférieur.

Il est formé de deux faisceaux ou chefs, l'un antérieur, l'autre postérieur ; la portion postérieure est la plus développée, mais l'une et l'autre sont relativement épaisses. Les deux chefs du muscle sont contigus sur toute leur étendue.

Le faisceau antérieur s'insère par des fibres charnues sur la partie postéro-inférieure de l'os tympanique, ainsi que sur le bord postérieur de l'anneau tympanique, sur presque toute sa longueur. Le faisceau postérieur prend naissance au niveau du *fascia dorsalis*, puis il se dirige vers l'angle postérieur de la mandibule et croise ainsi l'os tympanique sur la face externe duquel quelques-unes de ses fibres viennent s'attacher. Les deux faisceaux ont une forme triangulaire, à sommet inférieur ; ces deux sommets se fixent, l'un près de l'autre, sur l'angle postérieur de la mandibule, en arrière de son articulation.

Tandis que chez des Batraciens anoures, tels que *Pipa*, *Cystignathus*, etc. la disposition du dépresseur de la mâchoire inférieure est semblable à celle que je viens de décrire chez la Grenouille, chez d'autres, au contraire, l'un ou l'autre des deux faisceaux peut faire défaut ; chez le Crapaud, c'est le faisceau postérieur ; chez le Pélobate, c'est l'antérieur.

Le dépresseur de la mâchoire inférieure du Crapaud commun (*Bufo vulgaris* LAUR.) est beaucoup plus puissant, plus épais que celui de la Grenouille, tout en présentant une surface d'insertion bien moins considérable que ce dernier. Il n'a plus la forme lamellaire de celui de la Grenouille, il est arrondi, un peu acuminé vers sa partie inférieure. Il a une direction nettement verticale et il est toujours situé en arrière de l'orifice auditif.

Aucune partie du dépresseur du Crapaud ne se fixe sur le *fascia dorsalis* ; l'insertion se fait uniquement sur le crâne et correspond d'une façon indiscutable à celle du faisceau antérieur de la Grenouille ; le faisceau postérieur fait donc ici défaut. Quelques fibres postérieures qui prennent naissance sur la face externe de l'os tympanique pourraient peut-être représenter ce faisceau, mais je n'oserais l'affirmer, car déjà, chez la Grenouille, quelques fibres du faisceau antérieur se fixent sur ce même os, et, d'autre part, il

n'existe aucun sillon sur la surface du dépresseur du Crapaud qui puisse affirmer une telle manière de voir. HOFFMANN considère le faisceau postérieur comme manquant; d'autre part je n'ai pas vu d'aponévrose qui puisse représenter ce faisceau. L'insertion supérieure de ce muscle a donc lieu, par des fibres charnues, sur la crête et la face externe de l'os tympanique, ainsi que sur le bord postérieur de l'anneau tympanique.

Les insertions inférieures, également charnues, se font sur le sommet et la face externe de l'apophyse postérieure de la mandibule qui est ici plus développée que chez la Grenouille.

Chez le Pélobate cultripède (*Pelobates cultripipes* Cuv.), le dépresseur de la mâchoire inférieure est mince, lamellaire et ne comprend que le faisceau postérieur que j'ai décrit chez la Grenouille. Le muscle, en effet, ne possède que les insertions supérieures de ce dernier feuillet (principalement le *fascia dorsalis*, à peine la face externe de l'os tympanique). Les fibres craniennes appartiennent, sans nul doute, au faisceau postérieur et ne sauraient en rien faire présager un indice d'un faisceau antérieur.

Le dépresseur de la mâchoire inférieure de la Salamandre tachetée (*Salamandra maculosa* LAUR.) rappelle beaucoup celui de la Grenouille. Il a une forme triangulaire, à sommet inférieur; il est lamellaire. Il prend ses insertions supérieures sur la partie postérieure de l'os tympanique, jamais sur l'os pêtreux comme l'ont avancé certains auteurs; cette insertion est très peu étendue et n'occupe pas le cinquième de la largeur du muscle. Les autres fibres du dépresseur se fixent sur le *fascia dorsalis*. Les insertions inférieures se font sur le sommet de la mandibule.

D'après ses insertions supérieures, le dépresseur de la mâchoire inférieure de la Salamandre tachetée serait formé de deux faisceaux qui correspondraient au faisceau antérieur et au faisceau postérieur de la Grenouille; mais, ici, ces deux faisceaux sont fusionnés en une masse unique, aucun sillon même n'indiquerait la séparation de ces deux formations. Leur limite, cependant, pourrait bien être indiquée par un bourrelet assez saillant qui est dû à ce que la partie antérieure du muscle est beaucoup plus épaisse que la partie postérieure.

Le dépresseur de la mâchoire inférieure de la Salamandre tachetée

ne prend aucune insertion sur l'appareil hyoïdien ou sur les arcs branchiaux.

Une disposition semblable à celle de la Salamandre tachetée existe chez beaucoup d'autres Urodèles, en général chez toutes les Salamandrinales.

Chez les Perrennibranches (Protée, Axolotl, Siren, *Amphiuma*, Ménobranche, etc.), il existe un troisième faisceau que l'on ne trouve pas chez les autres Batraciens et que les auteurs, entre autres HOFFMANN, considèrent comme un muscle spécial. Ce n'est là, comme je le montrerai plus tard, qu'un faisceau du dépresseur de la mâchoire inférieure, auquel je donne le nom de *faisceau branchial*. Il est aussi à remarquer que, chez ces mêmes êtres, le faisceau postérieur de la Grenouille ou de la Salamandre, qui s'insère sur le *fascia dorsalis*, fait généralement défaut.

Chez le Protée (*Proteus anguinus* LAUR.), le dépresseur de la mâchoire inférieure est incliné à 30 degrés, par rapport à la mandibule; il est allongé, arrondi et assez épais; il est musculaire, sur toute son étendue, sauf au niveau de son insertion inférieure qui est tendineuse. Ce muscle forme ici une seule masse, bien que ses insertions supérieures permettent cependant d'y reconnaître deux faisceaux, l'un qui est le faisceau branchial, l'autre qui est l'analogue du faisceau antérieur de la Grenouille. Ces insertions supérieures se font, en effet, d'une part sur la crête de l'os tympanique et sur la face externe de cet os, au niveau de son angle postérieur (faisceau antérieur) et sur le segment dorsal du premier arc branchial (faisceau branchial). Les insertions inférieures des deux faisceaux se font ensemble sur l'angle postérieur de la mandibule.

Chez l'Axolotl (*Siredon pisciformis* SHAW), le dépresseur de la mâchoire inférieure est très développé et se divise en plusieurs faisceaux; de ces faisceaux, deux se fixent sur le crâne (os tympanique), les autres s'insèrent sur le premier arc branchial. Les deux premiers, qui sont de beaucoup les plus puissants, sont fusionnés sur toute la longueur de leur bord antérieur, et simplement appliqués l'un contre l'autre sur le reste de leur étendue; en coupe, l'ensemble de ces deux faisceaux a donc la forme d'un U couché : . Les insertions inférieures se font sur l'angle postérieur de la mandibule, en

arrière de son articulation, par des fibres charnues en dehors et fibreuses en dedans.

Vers sa région supérieure, le déprimeur de la mâchoire inférieure fournit deux petits faisceaux musculaires qui, vers leur partie inférieure, sont intimement confondus avec ceux que je viens de décrire. Ces petits faisceaux, qui ont la forme d'une mince bande musculaire, se dirigent très obliquement d'avant en arrière et s'insèrent par des fibres charnues ou tendineuses sur le bord antérieur du segment dorsal du premier arc branchial ; les insertions de ces faisceaux s'entremêlent avec celles des muscles cérato-hyoïdiens.

RÉSUMÉ

En résumé, le déprimeur de la mâchoire inférieure des Batraciens se présente avec des caractères assez constants. On peut dire qu'en général il se compose de deux faisceaux d'insertion, l'un, antérieur ou crânien, qui se fixe toujours sur le crâne, l'autre, postérieur, qui s'attache ou sur le *fascia dorsalis* (Anoures et la plupart des Urodèles), ou bien sur les premiers arcs branchiaux (Perrenibranches). Mais ces deux faisceaux n'en constituent pas moins deux chefs d'insertion d'un seul et même muscle, et non point deux muscles distincts comme l'ont écrit la plupart des anatomistes qui ont étudié la musculature des Batraciens ; les auteurs, en effet, considèrent le faisceau antérieur comme représentant seul le déprimeur de la mâchoire inférieure.

Divers faits viennent confirmer ma manière de voir : si les deux faisceaux sont, en général, distincts l'un de l'autre, ils sont entièrement fusionnés chez quelques espèces, chez la Salamandre (*Salamandra maculosa* LAUR.), par exemple ; l'un ou l'autre des deux faisceaux peut faire défaut. Dans ce dernier cas, si ma thèse était erronée, il en résulterait alors que chez le Pélobate (*Pelobates cultripes* LAUR.), où le faisceau antérieur fait entièrement défaut, le déprimeur de la mâchoire inférieure manquerait, et que, par suite, la mandibule serait abaissée par un muscle qui n'aurait pas son représentant chez une foule de Vertébrés ; le faisceau postérieur n'existe pas, en effet, ni chez les Oiseaux, ni chez les Reptiles supérieurs (Crocodyliens, Chéloniens), ni chez les Mammifères, soit à l'état de complet développement, soit même sous celui de vestiges tendineux ou autres.

REPTILES

GÉNÉRALITÉS

Chez les Reptiles, le dépresseur de la mâchoire inférieure est toujours situé en arrière de l'oreille ; il est très superficiel, étant immédiatement au-dessous des téguments. Il est plus ou moins lamellaire et ne forme jamais une saillie sur les côtés du crâne.

Ce muscle présente des aspects bien différents suivant les ordres ; chez les uns (Crocodiliens, Chéloniens, Caméléoniens), il s'insère seulement sur le crâne, tandis que chez les autres (Sauriens, Ophidiens), les insertions supérieures se poursuivent sur la région cervicale. Dans le premier cas, il peut être plus ou moins fusiforme ; dans l'autre, au contraire, il a la forme d'un triangle à sommet inférieur.

Il est innervé par le facial.

Par suite des différences que présente le dépresseur de la mâchoire inférieure, je l'étudierai successivement dans chaque ordre des Reptiles.

Ophidiens

GÉNÉRALITÉS ET SYNONYMIE

Chez les Serpents, le dépresseur de la mâchoire inférieure est situé dans un plan à peu près horizontal qui semble presque se confondre avec celui de la face supérieure du crâne ; ce muscle a ici un aspect tout à fait particulier. Il est divisé en deux masses bien distinctes ; l'une, antérieure, qui se fixe sur le crâne et qui est fortement oblique d'avant en arrière, l'autre, postérieure, qui se dirige en sens contraire. Aussi, si l'on regarde la tête d'un Serpent par sa face supérieure, l'ensemble des deux dépresseurs dessine un losange à peu près régulier. La masse antérieure est toujours plus forte, plus épaisse que la masse postérieure qui est, au contraire, lamellaire.

Les auteurs ont généralement décrit trois muscles abaisseurs de la mâchoire inférieure ; les deux premiers correspondent à la masse que je désigne sous le nom d'antérieure, le troisième à la

masse postérieure. — Le premier de ces muscles a été appelé :

Parietali-quadrato-mandibularis, par HOFFMANN; — *temporalis*, par VON TEUTLEBEN; — *masseter*, par OWEN; — *Heber Schliesser des Maules oder Beissmuskel*, par D'ALTON; — *posttemporalis*, par OWEN.

Le deuxième: *occipito-quadrato-mandibularis*, par HOFFMANN; — *Niederzieher des Unterkiefers*, par D'ALTON; — *temporalis*, par VON TEUTLEBEN; — *tympano-mandibularis*, par OWEN.

Le troisième: *cervico-mandibularis*, par CUVIER; — *cervico-mandibularis (sphincter colli)*, par HOFFMANN; — *Nackenunterkiefermuskel*, par D'ALTON; — *costo-mandibularis*, par OWEN; — *neuro-mandibularis*, par OWEN; — *temporalis*, par VON TEUTLEBEN.

DESCRIPTION DES ESPÈCES

Chez le Crotale durisse (*Crotalus durissus* L.), le dépresseur de la mâchoire inférieure est divisé en deux masses bien distinctes.

La masse antérieure est large, épaisse, puissante; elle est contiguë à l'os carré sur toute sa longueur. Elle prend son insertion supérieure, par des fibres charnues, sur le crâne et sur l'os carré. Inférieurement, cette masse se fixe, par des fibres charnues, sur la mandibule, au delà de son articulation (face supérieure et sommet). Le long de la face interne de ce faisceau, s'en trouve un deuxième beaucoup plus grêle. Ce dernier prend naissance au niveau de la crête pariétale et s'appuie contre le faisceau externe auquel il ne tarde pas à se souder.

La masse postérieure est beaucoup plus mince que la précédente, elle est aplatie en lame. Elle est placée sur la région dorso-latérale du cou et prend naissance par une aponévrose qui recouvre les muscles dorsaux et qui se fixe elle-même sur les apophyses épineuses des premières vertèbres. Inférieurement, ce faisceau s'insère sur le bord supérieur de la mandibule, en arrière de son articulation, et passe sur la face externe de la masse antérieure. — Les deux masses antérieure et postérieure sont séparées l'une de l'autre par un large espace angulaire à sommet inférieur.

La disposition du dépresseur de la mâchoire inférieure du Bothrops Fer de Lance (*Bothrops lanceolatus* L.) rappelle celle que je viens

de décrire chez le Crotale durisse. Il en est de même chez le Dipsas dendrophila (*Dipsas dendrophila* REINW.), seulement ici le petit faisceau interne de la masse antérieure est un peu plus développé qu'il ne l'est chez le Crotale durisse.

Chez la Couleuvre à collier (*Tropidonotus natrix* BOIE), les deux faisceaux de la masse antérieure sont séparés l'un de l'autre sur toute leur longueur ; le faisceau interne, qui est toujours de beaucoup le plus grêle, est musculaire vers sa partie supérieure, tendineux, au contraire, vers sa partie inférieure. La masse postérieure est semblable à celle du Crotale durisse.

Les deux chefs de la masse antérieure de la Couleuvre verte et jaune (*Zamenis viridi-flavus* WAGL.) sont unis l'un à l'autre sur toute leur longueur ; ils ne peuvent être distingués que par la direction différente de leurs fibres. Celles du faisceau externe qui prennent naissance sur l'os carré sont très obliques d'avant en arrière, celles du chef interne sont parallèles à l'os carré et proviennent du crâne. La masse postérieure est semblable à celle des autres Ophidiens.

RÉSUMÉ DES OPHIDIENS

Le dépresseur de la mâchoire inférieure des Serpents possède, d'après ce qui précède, chez tous les types, le même aspect, les mêmes caractères ; les seules différences que l'on peut noter portent sur l'existence d'une ou deux parties pour la masse antérieure. D'après les descriptions que j'ai données de ce muscle chez quelques espèces, il résulte que sa constitution est beaucoup plus simple que ne semblaient le faire présumer les descriptions classiques. Les auteurs ont, en effet, décrit trois muscles distincts pour abaisser la mandibule, deux seraient antérieurs avec insertions craniennes, un serait postérieur avec insertion sur le rachis et chacun d'eux pourrait se diviser en plusieurs chefs d'insertion. Les caractères du faisceau postérieur des auteurs correspondent assez bien à ceux que j'ai donnés de ce même faisceau pour que je n'y insiste pas. Quant aux deux autres muscles, ils semblent correspondre à ce que j'ai désigné sous le nom de masse antérieure, d'autant mieux que cette dernière peut être clivée en deux parties constituantes.

En résumé donc, le dépresseur de la mâchoire inférieure des Ophidiens est formé par deux masses distinctes, l'une antérieure, l'autre postérieure. La masse postérieure va du rachis à la mandibule. La masse antérieure, qui s'insère sur diverses parties du crâne et sur l'os carré, peut être clivée en deux faisceaux dont un, l'externe, est de beaucoup le plus développé. Mais, avec les espèces, se présentent tous les stades de ce clivage. Chez quelques-unes, comme la Couleuvre verte et jaune (*Zamenis viridi-flavus* WAGL.), les deux faisceaux sont intimement accolés l'un à l'autre et ne peuvent être distingués que par la direction différente de leurs fibres. Chez d'autres, *Crotale durissus* (L.), *Dipsas dendrophila* (REINW.), etc., les deux faisceaux sont séparés dans leur partie supérieure, unis, au contraire, dans leur région inférieure. Enfin, chez la Couleuvre à collier (*Tropidonotus natrix* BOIE), ils sont libres sur toute leur étendue.

Chez certains Serpents, que je n'ai pas étudiés, la masse antérieure du dépresseur de la mâchoire inférieure serait divisée en un nombre beaucoup plus grand de parties; c'est ainsi que chez le *Python bivittatus* on en aurait décrit jusqu'à quatre qui se distingueraient les unes des autres par leurs insertions supérieures. D'après VOGT, chez le *Python tigris*, ces quatre portions sont entièrement séparées les unes des autres et forment quatre muscles distincts. Cet état de division du dépresseur à des degrés différents, suivant les espèces, ne laisse pas que de rappeler ce qui existe chez les Oiseaux. Comme je le montrerai, en effet, plus loin, chez ces êtres, ce muscle peut être formé d'une seule masse ou de plusieurs faisceaux, tous les états intermédiaires existant entre ces deux cas extrêmes.

Les deux masses du dépresseur de la mâchoire inférieure des Serpents, antérieure ou crânienne et postérieure ou rachidienne sont très séparées l'une de l'autre par un large espace angulaire à sommet inférieur; les insertions inférieures mêmes de ces deux masses, qui sont plus ou moins confondues chez d'autres classes, semblent ici distinctes l'une de l'autre. Ces deux masses paraissent constituer deux muscles différents; mais, par suite de nombreux faits qui me sont fournis par l'anatomie comparée, je les considère comme les faisceaux constitutifs d'un seul et même muscle.

Sauriens ⁽¹⁾

GÉNÉRALITÉS ET SYNONYMIE

Comme chez les autres Vertébrés, le dépresseur de la mâchoire inférieure est situé sur les côtés de la tête, en arrière de l'oreille et de l'articulation de la mandibule. Il est divisé en deux parties, l'une antérieure qui se fixe sur le crâne, l'autre postérieure qui est située sur la région cervicale et qui s'insère sur les vertèbres de cette région. Les auteurs ont considéré ces deux faisceaux comme des muscles distincts.

Le faisceau antérieur ou cranien a été appelé : *depressor-mandibulae*, par MIVART ; — *Senker des Unterkiefers*, par STANNIUS ; — *Niederzieher des Unterkiefers*, par MECKEL ; — *parietali-mandibularis s. digastricus* ⁽²⁾, par HOFFMANN ; — *digastrique* ⁽²⁾, par CUVIER, DUMÉRIL ; — *digastric* ⁽²⁾ par SANDERS.

Le faisceau postérieur ou rachidien a été dénommé : *dorso-mandibularis*, par HOFFMANN ; — *neuro-mandibularis*, par SANDERS.

DESCRIPTION DES ESPÈCES

Chez le Lézard vert (*Lacerta viridis* GESN.), le dépresseur de la mâchoire inférieure, qui est très mince, ne forme qu'une seule masse absolument indivise sur toute son étendue ; les deux muscles des auteurs n'étant pas ici séparés l'un de l'autre, (il n'existe même aucun sillon qui puisse indiquer cette duplicité), les deux faisceaux ne sont reconnaissables qu'à leurs insertions supérieures. Le muscle se fixe, en effet, en avant, par des fibres charnues, sur le bord postérieur du pariétal, qui est très développé ; en arrière, il s'attache sur une aponévrose qui, elle-même, s'insère sur les apophyses épineuses des premières vertèbres. De cette longue ligne d'insertion, toutes les fibres du muscle convergent vers le sommet postérieur de la mâchoire inférieure, de sorte que le dépresseur a une forme trian-

(1) J'ai étudié séparément les Camélioniens, par suite de la disposition spéciale que présente leur dépresseur.

(2) Voir la note 1 page 4.

gulaire à sommet inférieur. L'insertion inférieure a lieu, sur le sommet de l'apophyse qui prolonge la mandibule en arrière de son articulation, par des fibres charnues et tendineuses.

Le bord antérieur du muscle est suivi, sur toute sa longueur, par un mince filet tendineux qui paraît être une différenciation de l'aponévrose interne du dépresseur, à laquelle il est fortement uni; ou, autrement dit, il semble que ce filet se prolonge sur la face interne du muscle sous forme d'aponévrose.

Le dépresseur de la mâchoire inférieure présente la même disposition chez le Lézard des murailles (*Lacerta muralis* MERR.), le Varan du Nil (*Varanus niloticus* L.), le Gecko des murailles (*Platy-dactylus mauritanicus* L.).

Chez l'Agame des colons (*Agama colonorum* DAUD.), le dépresseur de la mâchoire inférieure présente la même disposition que chez le Lézard vert, seulement ici ce muscle est plus fort, plus épais et aussi moins large qu'il ne l'est chez ce Saurien. Il constitue un faisceau oblique d'arrière en avant et de bas en haut.

RÉSUMÉ

La disposition du dépresseur de la mâchoire inférieure est identique chez toutes les espèces que j'ai étudiées. Partout, il constitue un muscle plus ou moins plat, placé sur les côtés de la nuque ou du cou et dont la forme est celle d'un triangle à sommet inférieur. Ses insertions supérieures se font sur le pariétal et sur les apophyses épineuses des premières vertèbres; inférieurement, il s'attache sur le sommet de la mandibule, en arrière de son articulation. Les parties crânienne et cervicale du muscle sont généralement fusionnées ensemble de façon à former une seule lame musculaire et ne sont donc pas séparées en deux faisceaux distincts comme cela a lieu chez une foule d'autres êtres.

Caméléoniens

GÉNÉRALITÉS ET SYNONYMIE

Chez les Caméléons, le dépresseur de la mâchoire inférieure ne prend naissance que sur le crâne et ne s'étend pas sur la région

cervicale. C'est un muscle long et étroit, à direction verticale. Il a été dénommé : *depressor mandibulæ*, par MIVART ; — *Senker des Unterkiefers*, par STANNIUS ; — *Niederzieher des Unterkiefers*, par MECKEL ; — *occipito-quadrato-mandibularis* ou *depressor mandibulæ*, par HOFFMANN ; — *digastrique* ⁽¹⁾, par CUVIER, DUMÉRIL.

DESCRIPTION DES ESPÈCES

Chez le Caméléon vulgaire (*Chamaeleon vulgaris* Cuv.), le dépresseur de la mâchoire inférieure n'est constitué que par un seul faisceau, du moins en apparence. Le muscle est long et étroit ; il est parallèle à l'os carré et longe le muscle temporal. Il prend son insertion supérieure, par des fibres charnues, sur le bord externe de la crête occipitale et sur l'os carré. Inférieurement, il se fixe, par des fibres charnues, sur le sommet de la mandibule. Les fibres du muscle qui s'insèrent sur l'os carré sont toutes parallèles entre elles ; elles sont obliques de haut en bas et d'avant en arrière. Celles qui s'attachent sur le crâne sont, au contraire, verticales ; elles se différencient fort bien des premières et semblent constituer un faisceau particulier qui, dans cette espèce, est intimement accolé à l'autre.

N'ayant décrit qu'une seule espèce, je n'ai pas à donner un résumé général du dépresseur de la mâchoire inférieure des Caméléoniens.

Chéloniens

GÉNÉRALITÉS ET SYNONYMIE

Le dépresseur de la mâchoire inférieure des Chéloniens ne s'insère que sur le crâne, il ne s'étend donc jamais sur la région cervicale ; le plus souvent, il a une direction verticale et longe l'os carré ; il peut être divisé en plusieurs chefs d'insertion.

Ce muscle a été appelé : *Senker des Unterkiefers*, par STANNIUS ; — *squamoso-maxillaris*, par HOFFMANN ; — *digastricus maxillæ* ⁽¹⁾,

(1) Voir note 1 page 4.

par BOJANUS; — *masseter (apertor oris)*, par WIEDEMANN; — *apertor oris* ou *digastricus*, par OWEN.

DESCRIPTION DES ESPÈCES

Le dépresseur de la mâchoire inférieure de la Tortue rayonnée (*Testudo radiata* SHAW) a une direction verticale et longe l'os carré dans une partie de son étendue. Il est divisé en deux faisceaux parallèles, appliqués l'un contre l'autre, le faisceau superficiel étant de beaucoup le plus volumineux. Ces deux faisceaux sont complètement séparés l'un de l'autre dans leur partie supérieure, ils se fusionnent, au contraire, au niveau de leurs insertions inférieures. Le faisceau profond déborde un peu, en arrière, le faisceau superficiel.

Les insertions supérieures du muscle ne se font que sur le crâne, au niveau du squamosal. Le faisceau superficiel s'attache, par des fibres charnues, sur la partie postérieure de cet os, au niveau d'une petite surface triangulaire située en arrière du trou auditif; le faisceau profond s'insère sur le bord postérieur du squamosal. Les insertions inférieures des deux faisceaux ont lieu ensemble sur les surfaces postérieure, inférieure et externe de l'os angulaire, c'est-à-dire sur le sommet de la mandibule, au delà de son articulation. J'ai vu quelques fibres de ce muscle s'insérer sur l'os carré.

Chez les autres Chéloniens, le dépresseur de la mâchoire inférieure est semblable à celui que je viens de décrire, avec cette seule différence que les faisceaux constitutifs peuvent être plus fusionnés qu'ils ne le sont chez la Tortue rayonnée. Quant aux insertions, elles sont toujours les mêmes, les supérieures se faisant sur le squamosal, les inférieures sur le sommet de la mandibule en arrière de son articulation. Il est à remarquer que lorsque le squamosal se prolonge en une apophyse, comme cela se produit chez quelques espèces, l'insertion du dépresseur a également lieu sur cette apophyse.

Crocodiliens.

GÉNÉRALITÉS ET SYNONYMIE

Chez les Crocodiles, le dépresseur de la mâchoire inférieure a l'aspect d'un faisceau légèrement oblique de haut en bas et d'avant

en arrière. Les insertions supérieures n'ont lieu que sur le crâne, le muscle ne s'étendant jamais sur la région cervicale.

Chez ces êtres, ce muscle a été dénommé : *Senker des Unterkiefern*, par STANNIUS ; — *Niederzieher des Unterkiefern*, par MECKEL ; — *abaisseur ou analogue du digastrique*, par CUVIER, DUMÉRIL ; — *aristotelis apertor oris*, par HAUGHTON ; — *occipito-maxillaris (digastricus maxilla)*, par HOFFMANN ; — *digastricus* ⁽¹⁾, par VON TEUTLEBEN ; — *apertor oris*, par RATHKE.

DESCRIPTION DES ESPÈCES

Le dépresseur de la mâchoire inférieure du Crocodile vulgaire (*Crocodilus vulgaris* Cuv.) n'est pas divisé en plusieurs faisceaux, comme cela se produit, par exemple, chez les Chéloniens ; il a donc l'aspect d'une formation entièrement indivise qui va du crâne à la mandibule. Dans sa partie supérieure, le muscle se fixe, par des fibres charnues, sur la crête du pariétal, sur le squamosal, ainsi que sur la face postérieure de l'occipital latéral. En bas, il s'insère sur l'apophyse qui prolonge la mandibule en arrière de son articulation, apophyse qui est particulièrement développée.

Chez le Caïman à museau de Brochet (*Alligator lucius* Cuv.), la disposition du dépresseur de la mâchoire inférieure est semblable à celle du Crocodile vulgaire.

OISEAUX

GÉNÉRALITÉS

Le muscle qui, chez les Oiseaux, abaisse la mandibule est toujours assez développé et présente une très grande diversité de constitution suivant les ordres considérés ; il peut ne former qu'une masse musculaire unique ou bien être divisé en deux ou trois faisceaux plus ou moins distincts les uns des autres, mais ayant entre eux des rapports immédiats de façon à constituer une formation d'aspect assez homogène.

(1) Voir la note 1, page 4.

Quelle que soit sa constitution, ce muscle est toujours situé sur le côté de la tête, en arrière de l'articulation de la mâchoire inférieure, entre la corne hyoïdienne et le trou auditif externe et ne s'étend jamais sur la région cervicale. Il est placé dans une sorte de loge osseuse formée par la partie postéro-latérale du crâne, l'os carré et l'extrémité postérieure de la mandibule, et ce n'est que rarement qu'il forme une saillie plus ou moins prononcée sur les côtés de la tête. Il s'insère sur les parties latérale, postérieure et inférieure du crâne, d'une part, et sur l'apophyse qui prolonge la mandibule en arrière de son articulation (*apophyse serpiforme*, de CUVIER), d'autre part.

Sa forme est assez variable, parfois plus ou moins fusiforme, d'autres fois triangulaire à sommet inférieur, etc. Le plus souvent les fibres ont une direction oblique de haut en bas et d'arrière en avant; cependant, quelques fois, comme chez l'Engoulevent commun (*Caprimulgus europæus* L.), elles ont une direction verticale.

Les rapports du déprimeur sont assez constants, sa partie supérieure est ordinairement recouverte par la portion céphalique du muscle peaucier; en arrière, il entre en rapport avec le génio-hyoïdien enroulé sur la corne correspondante de l'hyoïde, à ce niveau la corne de l'hyoïde se recourbe en arrière de façon à entourer la partie postérieure du crâne; enfin, inférieurement, il entre en contact ou est recouvert par le muscle transverse jugulaire, dans cette région il peut également être recouvert par le génio-hyoïdien.

Dans les cas de plus grande complexité, ce muscle possède trois faisceaux distincts; de ces faisceaux l'un est situé en dehors, je le désignerai sous le nom de *faisceau superficiel*, l'autre est placé sur la partie interne, je l'appellerai *faisceau profond*, le troisième, situé entre les deux précédents, sera le *faisceau moyen*. Comme nous le verrons par les descriptions qui vont suivre, l'un ou l'autre de ces faisceaux peut faire défaut ou être remplacé par un tendon ou une formation aponévrotique. Certains auteurs, comme le témoigne du reste la synonymie que je rapporte ci-après, ont considéré ces différents faisceaux comme des muscles distincts et leur ont donné par suite à chacun un nom spécial.

Le déprimeur de la mâchoire inférieure est innervé par un rameau du nerf facial.

SYNONYMIE

Le muscle et ses différents faisceaux ont reçu des auteurs une foule de dénominations :

Le muscle total a été appelé : *dépresseur de la mandibule* ; — *abaisseur de la mâchoire* ; — *ouvreur du bec* ; — *ouvreur de la bouche* ; — *digastrique* ⁽¹⁾ ; — *crotaphite* ⁽²⁾, par VIC D'AZYR.

Le faisceau superficiel a été alternativement dénommé : *grand pyramidal*, par HÉRISSANT ; — *apertor rostri pyramidalis*, par TIEDEMANN ; — *apertor rostri major* ou *externe*, par NITZSCH ;

Le faisceau moyen a reçu les noms de : *muscle triangulaire*, de HÉRISSANT et de *apertor rostri triangularis*, de TIEDEMANN ;

Et le faisceau interne ceux de *muscle carré* (HÉRISSANT) ; — *apertor rostri quadratus* (TIEDEMANN) ; — *apertor rostri minor* ou *interne* (NITZCH).

Dans les « Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreich », GADOW appelle ce muscle *dépresseur de la mâchoire inférieure* et désigne ses faisceaux constitutifs sous les noms de *première*, *deuxième* et *troisième parties*.

DESCRIPTION DES ESPÈCES

Pour étudier le dépresseur de la mâchoire inférieure des Oiseaux je ne suivrai pas d'ordre systématique ; je décrirai d'abord les formes les plus complexes, celles qui possèdent trois faisceaux, puis celles qui n'en ont que deux, enfin je terminerai par celles à un seul faisceau.

Chez l'Oie domestique (*Anser cinereus domesticus* MEYER), les trois faisceaux qui constituent le muscle sont complètement distincts les uns des autres.

(1) Ce nom lui a été donné par analogie de fonction avec le muscle qui ouvre la bouche des Mammifères, mais avec lequel, comme je me propose de le démontrer dans ce travail, il n'a aucun point morphologique commun.

(2) Le muscle temporal porte aussi le nom de crotaphite.

Le faisceau superficiel, au niveau du crâne, s'insère par des fibres charnues sur une crête osseuse très prononcée du pariétal, crête qui suit la ligne articulaire du pariétal et de l'occipital.

Le faisceau moyen se fixe sur la face externe de l'occipital depuis la saillie du squamosal jusqu'à l'épine de l'occipital et sur la face antérieure de cette dernière; cette insertion est mi-charnue mi-tendineuse; il se constitue même, sur la face interne de ce faisceau, une forte aponévrose d'insertion qui le tapisse sur une plus ou moins grande étendue de sa face interne. Inférieurement, les fibres d'insertion de ce faisceau s'unissent à celles du faisceau superficiel pour venir se fixer ensemble sur l'apophyse qui prolonge la mandibule en arrière de son articulation.

Le faisceau moyen est caractérisé par la présence d'un gros tendon très puissant, de forme arrondie, qui va du sommet et du bord antérieur de l'épine de l'occipital au fond de la fossette de l'apophyse serpiforme; la direction de ce tendon est parallèle à celle des fibres du faisceau. Il est à remarquer que quelques fibres musculaires viennent s'attacher sur ce tendon.

Le faisceau profond s'insère, en haut, sur la face interne de l'épine de l'occipital, sur le crâne depuis cette épine jusqu'à celle du basi-sphénoïde et sur la face interne de cette dernière. Inférieurement, ce faisceau se fixe sur la crête interne de l'apophyse serpiforme.

Chez le Pélidne variable (*Pelidna variabilis* STEPH.), existe une disposition identique à celle de l'Oie. Chez cet être, le muscle est divisé en trois faisceaux constitutifs, libres sur toute leur longueur, qui présentent les mêmes insertions supérieures et inférieures que précédemment et sur lesquelles, par conséquent, je n'ai pas à revenir ici. Le tendon a aussi le même aspect et donne insertion à un certain nombre de fibres musculaires.

Chez beaucoup d'autres Oiseaux, le dépresseur de la mâchoire inférieure présente une disposition qui peut être ramenée à celle de l'Oie, mais où les différents faisceaux qui constituent ce muscle, au lieu d'être séparés les uns des autres comme ils le sont chez ce Palmipède, sont, au contraire, plus ou moins unis entre eux. Cette union porte surtout sur les faisceaux moyen et profond, ce fait commence à se montrer chez les Pigeons; chez l'Édic-nème, au contraire, la coalescence intéresse les feuilletts superficiel

et moyen, mais à un degré beaucoup moindre que chez les Pigeons.

Chez l'Ædicnème criard (*Ædicnemus crepitans* TEMM.), le dépresseur de la mâchoire inférieure, comme chez l'Oie, est divisé en trois faisceaux musculaires ayant tous la même direction de fibres, oblique de haut en bas et d'arrière en avant. Le faisceau profond est complètement séparé des deux autres ; les faisceaux superficiel et moyen sont fusionnés entre eux surtout vers leur partie inférieure, et séparés, au contraire, près du crâne. Chacun d'eux présente à ce niveau ses insertions normales, que nous avons déjà décrites pour l'Oie domestique. Le faisceau superficiel s'insère sur la face latérale du crâne jusqu'au niveau de la crête occipitale et principalement sur celle-ci ; le faisceau moyen sur l'épine du squamosal et sur la crête qui, de cette épine, va à celle de l'occipital ; le faisceau profond s'attache sur l'épine de l'occipital (sommet et face externe) et sur le crâne dans le voisinage de l'épine.

Les insertions inférieures sont semblables à celles de l'Oie et se font sur l'apophyse serpiforme (fosse, crêtes et sommet).

Sur le bord antérieur du troisième faisceau est placée une formation tendineuse rappelant celle de l'Oie ; elle est parallèle à la direction générale du muscle et ne donne insertion à aucune fibre musculaire.

Chez le Pigeon ramier (*Columba palumbus* L.), le dépresseur de la mâchoire inférieure est divisé, dès sa partie supérieure, en deux masses nettement distinctes par l'insertion crânienne de certains muscles de la nuque ; inférieurement, ces deux masses se confondent pour s'insérer ensemble sur l'apophyse postérieure de la mandibule qui est ici fort peu développée. La masse externe correspond au faisceau superficiel des Oiseaux précédents, la masse interne au faisceau moyen et au faisceau profond.

Le faisceau superficiel est semblable à celui de l'Oie ; je n'ai donc pas à revenir sur sa description ; seulement son insertion inférieure est tendineuse.

Bien que la portion interne constitue une masse unique, on peut y distinguer facilement deux faisceaux distincts. L'un d'eux (faisceau moyen) est peu développé, et n'est constitué que par quelques fibres qui, toujours, viennent se confondre avec celles de l'un ou l'autre des deux autres faisceaux ; l'insertion crânienne de ce faisceau est un pen

différente de celle que j'ai décrite pour le faisceau homologue des autres Oiseaux, elle se fait au niveau de la crête osseuse qui, chez les Pigeons, va de l'épine de l'occipital jusqu'au niveau de l'articulation du carré avec le crâne.

Le deuxième faisceau de cette masse interne correspond au faisceau profond. Ce faisceau profond est ici moins développé qu'il ne l'est chez l'Oie, son insertion supérieure se fait le long de celle du deuxième faisceau, sur la même crête osseuse, mais elle s'étend en outre sur l'apophyse occipitale ainsi que sur une partie de la crête osseuse qui, de cette apophyse, se rend à celle du sphénoïde.

Comme chez tous les Oiseaux, le dépresseur de la mâchoire inférieure du Pigeon ramier possède une formation tendineuse mais qui, ici, présente un développement remarquable. Ce tendon s'insère en haut sur la crête qui va de l'épine de l'occipital à celle du sphénoïde, mais elle est plus rapprochée de l'apophyse occipitale que de l'autre ; cette insertion fait donc suite à celle du faisceau profond. Le tendon se continue par un faisceau aponévrotique dont l'insertion crânienne continue celle du tendon et atteint la face interne de l'apophyse occipitale. Beaucoup de fibres de la masse interne du muscle viennent s'attacher sur le tendon du dépresseur de la mâchoire inférieure, de sorte que les deux tiers des fibres n'atteignent pas le crâne.

Chez d'autres Pigeons, en particulier chez le Bizet (*Columba livia* L.), la disposition du dépresseur de la mâchoire inférieure est absolument identique à celle que je viens de décrire chez le Pigeon ramier. Chez la Tourterelle (*Turtur auritus* Bp.), au contraire, bien que la disposition générale soit semblable, il existe certaines différences qui sont surtout dues à une coalescence encore plus grande des parties. C'est ainsi que le faisceau moyen n'existe pour ainsi dire pas, étant entièrement soudé au faisceau profond ; quant à ce dernier, il est très réduit et très peu de ses fibres atteignent le crâne, presque toutes se fixant sur le tendon ou sur l'aponévrose qui le continue ; le tendon prend un développement encore plus grand que chez le Ramier.

Chez la Tourterelle, donc, le dépresseur de la mâchoire inférieure, au point de vue fonctionnel, semble être réduit à son faisceau superficiel, les autres feuilletts ne constituant plus qu'une très mince couche musculaire sans beaucoup d'importance. Nous assistons donc ici à

ce fait très important, au point de vue morphologique, comme je le montrerai plus tard, le remplacement, en partie seulement, du dépresseur par une formation tendineuse.

Des connexions semblables entre les faisceaux du dépresseur de la mâchoire inférieure se rencontrent également chez le Canard domestique (*Anas boschas domestica* L.). Au premier aspect ce muscle semble divisé en deux portions, l'une externe, l'autre interne. La partie externe correspond au faisceau superficiel dont elle a tous les caractères. Quant à la portion interne, l'ensemble de ses insertions supérieures est égale à la somme des insertions particulières des faisceaux moyen et profond de l'Oie ; c'est ce qui conduit à penser que cette masse correspond à la fois à ces deux faisceaux, qui seraient donc ici intimement unis l'un à l'autre et ne pourraient être distingués que par leurs insertions crâniennes. De plus on peut constater dans cette masse musculaire deux directions de fibres, très peu différentes, il est vrai, mais suffisantes cependant pour encore faire penser à l'existence de deux faisceaux. Donc, sauf cette disposition particulière, le dépresseur de la mâchoire inférieure du Canard est constitué comme celui de l'Oie. Un assez grand nombre de fibres de la portion interne du muscle viennent se fixer sur la formation tendineuse du dépresseur.

Chez le Dindon domestique (*Meleagris gallopavo domestica* L.) et la Poule domestique (*Gallus gallinaceus* PALL.) la fusion des faisceaux du muscle est encore beaucoup plus prononcée. Chez ces Oiseaux, en effet, les différentes parties qui constituent le dépresseur de la mâchoire inférieure sont confondues en une seule et même formation ; ces différentes parties sont cependant reconnaissables à leurs insertions crâniennes, l'insertion crânienne du dépresseur de la mâchoire inférieure de ces Gallinacés étant égale à la somme des insertions crâniennes des trois faisceaux du dépresseur de l'Oie, du Canard, etc. Les trois faisceaux du muscle peuvent aussi être différenciés par la direction de leurs fibres ; toutes les fibres du muscle, en effet, n'ont pas une direction identique. Les plus superficielles sont verticales (elles constituent le faisceau superficiel) ; les autres, au contraire, sont obliques de haut en bas et d'arrière en avant, parallèles au tendon qui est inclus dans cette partie et qui semble séparer les deux faisceaux moyen et profond.

Donc, en résumé, si au premier aspect ce muscle paraît constitué par une masse unique, une étude plus approfondie permet d'y reconnaître, comme chez l'Oie, trois faisceaux différents, mais qui sont ici intimement fusionnés.

Chez le Faisan commun (*Phasianus colchicus* L.), la Perdrix grise (*Perdix cinerea* BRISS.), le dépresseur de la mâchoire inférieure présente la même disposition que chez le Dindon et la Poule. Il en est de même chez la Foulque (*Fulica atra* L.); mais chez cet être, le feuillet superficiel se laisse plus facilement distinguer du reste du muscle que chez les Oiseaux précédents. Ce feuillet remontant très haut sur la face latérale du crâne, le tendon, toujours parallèle à la direction des fibres du muscle, n'est plus situé dans l'épaisseur de celui-ci, il est placé à la partie antérieure de cette formation à laquelle il est intimement uni; les fibres des trois faisceaux ont la même direction et aucune ne s'insère sur la formation tendineuse.

Chez les Oiseaux précédents, le dépresseur de la mâchoire inférieure présente son plus haut degré de complexité; il possède, en effet, trois faisceaux musculaires (faisceau superficiel, faisceau moyen et faisceau profond). Chez les suivants, ce muscle devient plus simple par la disparition d'un ou de plusieurs de ses feuillets constitutifs. C'est ainsi, comme je vais le décrire, que chez le Chrysotis amazone c'est le faisceau moyen qui fait défaut et qui est remplacé par une formation aponévrotique; chez le Guillemot, c'est le faisceau profond, etc., etc. — Les dépresseurs à trois et deux faisceaux musculaires sont reliés l'un à l'autre par une constitution intermédiaire qui est réalisée chez l'Etourneau vulgaire.

L'Etourneau vulgaire (*Sturnus vulgaris* L.), au point de vue qui nous occupe ici, est intéressant à plus d'un titre. Chez cet Oiseau, j'ai rencontré un dépresseur constitué par une seule masse musculaire qui, d'après ses insertions supérieures, correspond aux faisceaux superficiel et moyen; mais sur la partie postérieure de cette masse, on peut observer un faisceau qui, bien qu'uni au reste du muscle, s'en distingue fort bien; ce faisceau se dirige de l'épine de l'occipital au sommet de la mandibule. Cette petite formation semble donc être un indice du faisceau profond, car elle en possède et les rapports et les insertions.

L'insertion supérieure du dépresseur de l'Etourneau se fait sur la partie latérale du crâne, sur le bord antérieur et le sommet de l'épine de l'occipital, qui est ici particulièrement développée, et sur la crête qui va de cette apophyse jusqu'au niveau de l'articulation du carré avec le crâne.

L'insertion inférieure a lieu sur les diverses parties de l'apophyse serpiforme (crêtes, fosse et sommet), par des fibres charnues, sauf celles qui aboutissent sur le sommet et qui sont tendineuses. En outre, une partie des fibres contourne la mandibule pour venir s'attacher sur le bord inférieur de celle-ci.

Ce qui caractérise encore le dépresseur de l'Etourneau, c'est que ce muscle ne possède pas de formation tendineuse nettement caractérisée ; celle-ci ne peut être représentée que par quelques faisceaux fibreux qui prennent naissance sur le sommet de l'épine de l'occipital et qui s'étalent ensuite en éventail sur la partie interne du muscle. En somme, ici, il n'existe pas de tendon à proprement parler ; c'est, avec la Huppe vulgaire, les deux seuls cas de ce genre que j'ai rencontrés chez les Oiseaux que j'ai étudiés.

Chez le *Chrysotis amazone* (*Chrysotis amazonicus* L.), la disposition du dépresseur de la mâchoire inférieure peut être rapprochée de celle du dépresseur de l'Oie, mais elle en diffère en ce que les différents faisceaux qui le constituent sont très séparés les uns des autres, qu'ils ne présentent plus aucune connexion entre eux, de sorte que l'observateur non prévenu pourrait les considérer comme des muscles distincts et non comme les faisceaux d'un même muscle.

Le feuillet superficiel est la partie la plus importante du muscle. Ce feuillet, de forme quadrilatère, est très mince vers sa partie supérieure, plus épais vers le bas. Il recouvre, en arrière, en partie, l'orifice externe du canal auditif.

L'insertion supérieure, aponévrotique, se fait sur l'occipital latéral suivant une crête osseuse très développée dont la direction est à peu près horizontale. De cette ligne d'insertion, les fibres du muscle, dont la direction est verticale, viennent se fixer sur le bord supérieur de l'apophyse externe que forme l'os articulaire en arrière de l'articulation de la mandibule avec l'os carré. Chez les Perroquets, cette apophyse est particulièrement développée.

Le feuillet moyen n'existe pas ici, ou pour mieux dire, dans cette

espèce, ce feuillet musculaire est remplacé par une formation aponévrotique. En effet, à la place de ce deuxième feuillet, il existe, chez le *Chrysotis amazone*, une lame aponévrotique qui possède une insertion à peu près semblable à celle qu'offre ce faisceau chez l'Oie, par exemple; d'autre part sur un sujet, mais d'un côté seulement, j'ai constaté que cette deuxième partie du dépresseur était non aponévrotique, mais musculaire sur une très petite étendue. Ce petit faisceau musculaire venait s'unir au feuillet superficiel. Aussi, pour ces raisons, je crois qu'il peut être permis de considérer cette formation aponévrotique comme représentant le faisceau moyen du dépresseur de la mâchoire inférieure. Cette deuxième portion de ce muscle n'est pas décrite par les auteurs qui ont étudié la musculature des Perroquets.

La deuxième partie du muscle prend naissance, au niveau du crâne, sur le sommet de l'apophyse de l'occipital latéral, encore appelée apophyse mamillaire de l'occipital par NITZSCH, ainsi que sur toute la moitié postérieure de la longueur de la crête osseuse qui, de cette apophyse, se dirige obliquement en avant et en dedans. De cette ligne d'insertion supérieure, ce feuillet se dirige obliquement en bas et en dehors, et vient ordinairement se terminer en s'insérant sur le bord supérieur de l'apophyse externe de l'os articulaire, en dedans du feuillet superficiel.

Il arrive assez communément que cette dernière portion du muscle, au lieu de se fixer sur cette crête osseuse, s'unit avec le feuillet superficiel, le long de la face interne de celui-ci; de sorte qu'alors ces deux portions du muscle ont leur insertion inférieure confondue. La deuxième portion du muscle est, dans tous les cas, séparée de la première, en haut, par un espace assez large; ce n'est qu'en bas qu'elles sont en contact.

Le feuillet profond est un faisceau musculaire assez faible, à direction légèrement oblique de haut en bas et d'avant en arrière.

Il s'insère d'une part sur le sommet de l'apophyse occipitale et un peu sur la crête qui prolonge cette apophyse en avant. Cette insertion est donc semblable à celle que présente le feuillet moyen, mais moins étendue; elle est située en dedans de cette dernière. L'insertion inférieure, charnue, se fait sur la partie postérieure de la crête de l'apophyse interne de l'os articulaire.

Cette portion du muscle n'a aucun rapport de contact avec les deux précédentes; elle en est, au contraire, très séparée.

En avant du feuillet profond, se trouve une formation tendineuse qui rappelle en tous points le tendon du dépresseur de la mâchoire inférieure de beaucoup d'autres Oiseaux, mais qui est, ici, complètement séparée des autres parties du muscle.

Le tendon s'insère, d'une part sur la partie antérieure de la crête qui prolonge, en avant, l'apophyse occipitale, et, d'autre part, sur la partie également la plus antérieure de la crête de l'apophyse interne de l'os articulaire. Il est oblique de haut en bas et d'avant en arrière et présente une largeur d'environ un millimètre.

Le feuillet profond et la formation tendineuse sont séparés l'un de l'autre, dans leur partie supérieure, par une distance d'environ un millimètre à un millimètre et demi ; en bas, au contraire, ils sont contigus, de sorte que leurs insertions inférieures se font directement suite. Il arrive même, parfois, qu'à ce niveau, les deux formations sont réunies l'une à l'autre par une petite aponévrose.

Chez le Guillemot à capuchon (*Uria troile* L.), le dépresseur de la mâchoire inférieure n'est constitué que par deux faisceaux musculaires, distincts l'un de l'autre : l'un externe qui correspond au feuillet superficiel, l'autre interne qui est le feuillet moyen.

La portion interne (feuillet moyen), au lieu de former un faisceau unique comme chez l'Oie, le Canard, etc., est ici constituée par deux lames parallèles et appliquées l'une contre l'autre ; ces deux lames se fusionnent entre elles sur une distance plus ou moins grande à partir de leur bord antérieur. La lame externe déborde l'interne en arrière et en haut, et s'insère, à son extrémité supérieure, sur une crête osseuse très développée qui s'étend depuis l'épine du squamosal jusqu'au sommet du crâne où elle est alors située entre l'occipital et le pariétal.

Comme le fait remarquer CUVIER, cette crête limite en arrière la fosse temporale et rappelle plus ou moins, par sa forme, certaines crêtes osseuses du crâne des Carnivores. La lame profonde s'insère, sur le squamosal et l'occipital, suivant une ligne plus ou moins saillante qui va de l'épine du squamosal jusqu'à celle de l'occipital latéral qu'elle dépasse même en arrière. Son insertion se fait également sur le bord externe et le sommet de cette dernière épine.

Inférieurement, les deux feuillets ont pour ainsi dire leurs insertions confondues ; ces dernières se font uniquement sur l'apophyse

serpiforme, dans la fosse par des fibres charnues, sur le sommet de l'apophyse et sur la crête externe par des fibres tendineuses.

Ce feuillet moyen du Guillemot ne correspond pas du tout à la masse qui, chez le Canard ou les Pigeons, correspond à l'union des faisceaux moyen et profond de ces Oiseaux, cette dernière possède, en effet, une ligne d'insertion qui n'existe pas chez le faisceau du Guillemot et qui n'est autre que celle du feuillet profond de l'Oie; ces deux formations ne sauraient donc pas être confondues morphologiquement entre elles.

La lame interne est limitée sur son bord postérieur par un tendon qui fait partie intégrante du muscle auquel il est soudé sur toute son étendue. Ce tendon s'insère, à sa partie supérieure, sur le crâne en arrière et un peu en dedans de l'épine de l'occipital et, inférieurement, sur le sommet de l'apophyse serpiforme.

Enfin, il existe une lame aponévrotique assez large qui va de la mandibule au crâne et dont les fibres ont une direction à peu près verticale. Cette aponévrose, qui a été méconnue par les auteurs, s'insère en haut sur le sommet d'une petite apophyse située au niveau de l'articulation du basi-sphénoïde et du basi-occipital ainsi que sur l'arête qui va de cette apophyse au trou auditif externe; en bas, son insertion se fait sur la crête interne de l'apophyse serpiforme. Il est à remarquer que cette aponévrose a les mêmes insertions et les mêmes rapports que le feuillet profond du déprimeur des Oiseaux précédents, or comme ici ce troisième faisceau fait défaut, il est probable qu'il est représenté par la formation aponévrotique que je viens de décrire. J'ai rencontré une semblable aponévrose chez d'autres Oiseaux, comme je le décrirai plus loin.

Le feuillet superficiel recouvre complètement le faisceau moyen; il s'insère en haut par des fibres charnues sur la crête du pariétal, crête qui suit la ligne articulaire du pariétal et de l'occipital; inférieurement, ses fibres d'insertion s'unissent à celles du faisceau moyen pour se fixer ensemble sur l'apophyse serpiforme.

Une disposition semblable à celle du Guillemot se rencontre chez la Huppe. Le déprimeur de la mâchoire inférieure de la Huppe vulgaire (*Hupupa epops* L.) présente un grand développement et rappelle comme constitution celui de la Corneille. Il est divisé en deux masses très nettes par les muscles de la nuque, tandis qu'inférieurement ces deux masses sont unies, mais là encore il y a une

tendance à la séparation, indiquée par un sillon qui suit la direction des fibres du muscle. La masse externe (faisceau superficiel) se fixe sur la face latérale du crâne suivant une très large surface d'insertion ; la masse interne sur une crête analogue à celle de la Corneille. Les insertions inférieures sont confondues ; elles sont mi-charnues, mi-tendineuses.

Ce qu'il y a de particulier dans le dépresseur de la Huppe, c'est qu'il ne possède pas de tendon ; avec l'Etourneau vulgaire c'est un des rares cas que j'ai observés chez les Oiseaux.

Comme chez le Guillemot, il existe aussi, sur la face interne du muscle, une forte aponévrose très résistante qui, du crâne, va à la mandibule au niveau de la crête interne de l'apophyse serpiforme ; cette aponévrose donne insertion à un certain nombre de fibres musculaires qui prennent naissance sur la mandibule ; cette formation mi-musculaire mi-aponévrotique représente, je crois, le faisceau profond du dépresseur.

Chez beaucoup de Passereaux, le dépresseur de la mâchoire inférieure est assez semblable à celui que nous venons de décrire chez le Guillemot, sauf qu'il n'existe pas d'aponévrose correspondant au faisceau profond. De plus, chez ces êtres, les faisceaux du muscle sont soudés entre eux de façon à ne constituer qu'une seule masse musculaire ; c'est ce qui a lieu chez la Corneille (*Corvus corone* L.). Ici, le faisceau superficiel, dans sa partie supérieure seulement, se sépare du reste du muscle, pour remonter sur la face latérale du crâne où il se fixe ; cette disposition rappelle celle que j'ai décrite chez la Foulque. Ce faisceau superficiel, en coupe horizontale, a un peu la forme d'un U couché : . Les trois autres parties du dépresseur s'insèrent en haut uniquement sur toute la longueur de la crête qui suit la cavité tympanique et qui correspond à la ligne d'insertion du faisceau moyen de l'Oie, du Canard, etc. Les fibres des trois faisceaux sont parallèles entre elles dans toute l'étendue du muscle ; l'insertion inférieure a lieu sur le sommet, les crêtes et la fosse de l'apophyse serpiforme par des fibres charnues, sauf au niveau du sommet où elles sont tendineuses.

Le dépresseur de la Corneille possède aussi une formation tendineuse qui va du sommet interne de la crête d'insertion crânienne à la crête interne de l'apophyse serpiforme. Ici, ce tendon est très rudimentaire, il est très peu épais, peu résistant, et sa longueur ne

dépasse pas un millimètre et demi ; d'autre part, il est intimement uni aux fibres musculaires dont on ne peut pas le séparer. Il est facile de constater, dans cette espèce, que ce tendon n'est autre chose qu'une partie différenciée du muscle ; en effet, au niveau de son insertion supérieure, les fibres de ce tendon se confondent insensiblement avec l'aponévrose d'insertion du dépresseur.

Chez l'Alouette des champs (*Alauda arvensis* L.), l'Euplecte franciscain (*Euplectes franciscana* SWAINS.), le Chardonneret (*Carduelis elegans* STEPH.), le dépresseur de la mâchoire inférieure présente la même disposition que chez la Corneille. Les trois faisceaux du muscle sont plus ou moins fusionnés entre eux, le faisceau superficiel remontant sur la face latérale du crâne. Quant aux insertions mandibulaires, elles ont une étendue variable avec les espèces, chez certaines même (Euplecte franciscain, etc.), elles sont très réduites.

Chez d'autres Passereaux, Grive ordinaire (*Turdus musicus* L.), Tangara septicolor (*Calliste tatao* L.), Capucin à tête noire, Moineau de Java (*Padda oryzivora* L.), la disposition générale du muscle est bien celle du dépresseur de la Corneille. Mais certains faits, entre autres l'aspect particulier du tendon, méritent que l'on s'y arrête un instant.

La partie externe du muscle, qui remonte sur la face latérale du crâne, est très peu développée, bien moins encore que chez la Corneille ; c'est ainsi que chez la Grive ordinaire et le Tangara septicolor elle est réduite à un mince faisceau de quelques fibres seulement situé à la partie postérieure du muscle.

L'insertion mandibulaire se fait au niveau de l'apophyse serpiforme sur une étendue plus ou moins grande suivant les espèces.

Le tendon du dépresseur présente une constitution particulière qui semble confirmer l'hypothèse que cette formation n'est autre chose qu'une partie modifiée du muscle, comme semblait d'ailleurs déjà le faire prévoir la disposition du tendon de certains Oiseaux précédents. Ici, il est plus développé que chez la Corneille, et chez quelques-uns, Grive, etc., il constitue une formation spéciale distincte du muscle, mais tandis qu'ordinairement il est tendineux sur toute sa longueur, chez ces petits Passereaux, dans sa partie inférieure, mais là seulement, il est mi-musculaire, mi-fibreux.

De plus, chez le Tangara septicolor, le Moineau de Java, le Capucin à tête noire, il existe une formation aponévrotique rappelant celle de la Huppe, et sur laquelle s'insèrent encore quelques fibres du muscle; cette aponévrose se dirige du crâne à la mandibule.

Il peut arriver que les faisceaux superficiel et moyen du dépresseur de la mâchoire inférieure soient unis l'un à l'autre de façon à ne constituer qu'une seule masse indivise. Cet état est réalisé chez les Plongeurs. Comme il sera facile de le constater par la description suivante, ces deux faisceaux se distinguent l'un de l'autre par leurs insertions crâniennes.

Chez les Plongeurs (*Colymbus*), le dépresseur de la mâchoire inférieure forme une énorme masse musculaire, très développée, fusiforme, enclavée entre les muscles de la nuque, en arrière, et le temporal, en avant. Il recouvre en partie l'orifice externe du canal auditif; la direction de ses fibres est verticale.

Dans sa région supérieure, il s'insère, par l'intermédiaire de fibres musculaires, sur une crête osseuse très développée, à direction verticale, qui s'étend depuis le niveau de l'articulation de l'os carré avec le squamosal jusqu'à la ligne médio-dorsale du crâne. Sur la partie dorsale du crâne, le dépresseur de la mâchoire inférieure devient aponévrotique; l'aponévrose qu'il forme dans cette région se confond avec l'aponévrose supérieure d'insertion du muscle temporal, quelques fibres musculaires du dépresseur viennent même se terminer directement sur cette dernière. L'aponévrose commune au temporal et au dépresseur s'insère sur une crête osseuse située suivant la ligne médio-dorsale du crâne.

Le dépresseur de la mâchoire inférieure présente encore d'autres insertions crâniennes; c'est ainsi qu'il s'attache sur le sommet et la face interne de l'apophyse occipitale et qu'il se fixe également par des fibres charnues en dehors, tendineuses en dedans, sur la crête osseuse qui va du niveau de l'articulation de l'os carré avec le crâne à l'apophyse occipitale. Mais, tandis que, chez certaines espèces, comme le Plongeur lune (*Colymbus arcticus* L.), par exemple, cette dernière partie du muscle est relativement peu développée, chez d'autres, comme le Plongeur cat-marin (*Colymbus septentrionalis* L.), elle prend une bien plus grande importance.

Les fibres musculaires provenant de ces divers points d'insertion se réunissent les unes aux autres de manière à constituer une masse

absolument indivise, dans laquelle il est impossible de distinguer des faisceaux distincts ; c'est à peine si chez quelques espèces (Plongeon cat-marin) il existe un sillon très peu profond sur la face externe du muscle.

L'insertion inférieure du muscle se fait sur les crêtes des apophyses interne et externe de l'os articulaire, sur le sommet postérieur de la mandibule, ainsi que dans l'espace compris entre les deux apophyses. Cette insertion est mi-musculaire, mi-aponévrotique.

Le dépresseur de la mâchoire inférieure des Plongeurs présente une formation tendineuse très développée. Ce tendon est oblique de haut en bas et d'arrière en avant ; il s'insère sur le sommet de l'apophyse occipitale et sur la partie antérieure de l'apophyse de l'os articulaire. Il se continue intimement avec l'aponévrose de recouvrement du muscle, il est même impossible de séparer ces deux formations l'une de l'autre.

Cette union est très grande chez le Plongeur cat-marin ; dans cette espèce, en effet, le tendon ne se différencie du reste de l'aponévrose que par une épaisseur plus considérable. Il est aussi à remarquer que cette aponévrose de recouvrement, chez le Cat-marin, est particulièrement développée ; elle est très large, fort épaisse et s'étend sur toute la face interne du muscle ; elle s'insère, en haut, sur toute la longueur de la crête osseuse qui va du niveau de l'articulation de l'os carré avec le crâne à l'apophyse occipitale, et, en bas, sur la crête de l'apophyse interne de l'os articulaire. En arrière, le tendon est entouré par un feuillet musculaire, dépendance du dépresseur ; enfin de nombreuses fibres musculaires provenant du crâne viennent se fixer tout le long du tendon, augmentant encore ainsi l'union de cette formation avec le muscle.

J'ai montré que chez certains Passereaux (Grive, Tangara, etc.) le faisceau superficiel diminue progressivement d'importance au point de ne plus être représenté chez la Grive ordinaire et le Tangara septicolor que par un très mince filet. Ce processus s'accroît encore chez certaines espèces où ce faisceau disparaît complètement, cet état est atteint chez les Oiseaux suivants.

Chez le Goéland brun (*Larus fuscus* L.), le Goéland cendré (*Larus canus* L.), le feuillet superficiel fait complètement défaut et le muscle ne comprend plus qu'un feuillet musculaire, le feuillet moyen. Ce feuillet moyen est ici constitué par deux lames parallèles et appli-

quées l'une contre l'autre ; ces deux lames se fusionnent entre elles suivant leur bord antérieur, de sorte que cette formation a la forme d'un U couché :  ; il arrive que, chez certains individus, elles peuvent être plus ou moins unies entre elles sur toute leur étendue, de sorte que certains auteurs ont considéré le dépresseur des Goélands comme formé par une seule masse indivise. Cette disposition du feuillet moyen rappelle celle que j'ai déjà décrite pour celui du Guillemot, mais ici les deux lames constituantes sont moins unies qu'elles ne le sont chez les Guillemots, et leurs insertions s'étendent moins en arrière de l'épine de l'occipital que chez ces mêmes Oiseaux. A part ces légères différences, ce feuillet présente, chez les Goélands et les Guillemots, les mêmes rapports et les mêmes insertions. La formation tendineuse du dépresseur s'insère ici sur le sommet de l'épine de l'occipital.

En dedans, ce faisceau musculaire est doublé par un feuillet aponévrotique semblable à celui des Guillemots et ayant la même signification morphologique que chez ces êtres. Je n'ai donc pas à revenir ici sur cette description. .

Chez le Lorient jaune (*Oriolus galbula* L.), le muscle est réduit à son feuillet moyen qui présente la même insertion crânienne que chez la Corneille. Le dépresseur de cet Oiseau présente encore quelques particularités intéressantes ; sur sa face interne existe une formation aponévrotique comparable à celle du Tangara septicolor, du Moineau de Java, etc., et de plus sa formation tendineuse, intimement unie au reste du muscle, est mi-musculaire, mi-charnue dans sa partie inférieure, comme chez la Grive ordinaire, etc.

Chez certaines espèces, le dépresseur de la mâchoire inférieure ne diffère de celui du Lorient qu'en ce que l'aponévrose interne, correspondant au feuillet profond, fait entièrement défaut ; le muscle est par suite réduit au seul faisceau moyen. Il est à remarquer que, chez toutes ces espèces, sauf l'Engoulevent, ce feuillet moyen est simple, c'est-à-dire non clivé en deux lames comme cela a lieu chez les Goélands et les Guillemots.

Cette disposition se présente chez le Pic épeiche (*Picus major* L.) et chez tous les Rapaces diurnes et nocturnes que j'ai disséqués. Je ne signalerai chez ces espèces que les particularités qui méritent d'être retenues. Chez le Pic, le dépresseur possède une formation

tendineuse contiguë au muscle et sur laquelle se fixent quelques fibres. Chez la Chouette effraie (*Strix flammea* L.), le long du bord postéro-interne du muscle est située une formation tendineuse très développée dont l'insertion supérieure fait suite à celle du muscle ; l'insertion inférieure se fait sur la partie supérieure de la crête interne de la fosse de l'apophyse serpiforme ; ce tendon se poursuit par une aponévrose peu étendue. Ici, cette formation tendineuse est indépendante du muscle et aucune fibre ne vient s'y fixer.

Même disposition chez le Faucon crécerelle où ce muscle est puissant. Il en est de même chez l'Épervier commun (*Accipiter nisus* L.) ; mais ici quelques fibres du muscle se terminent sur le tendon ; chez ce même Oiseau, l'insertion inférieure du dépresseur ne se fait pas sur la crête externe de l'apophyse serpiforme, elle n'a lieu que sur la crête interne et sur le sommet de celle-ci.

Chez l'Engoulevent commun (*Caprimulgus europæus* L.), la disposition du dépresseur est aussi semblable à celle que l'on retrouve chez les Oiseaux précédents ; mais ici le muscle est divisé en deux portions bien distinctes, l'une externe, l'autre interne. Ce muscle présente une formation tendineuse qui rappelle celle que j'ai décrite chez le Loriot jaune ; ce tendon, très long mais très mince, donne insertion à un certain nombre de fibres musculaires qui proviennent de la mandibule et qui, par conséquent, n'atteignent jamais le crâne.

Dans cette espèce, le dépresseur est très peu développé, de sorte qu'il a la forme d'une longue bande musculaire verticale s'étendant du crâne à la mandibule. Les insertions crâniennes de ce faisceau sont celles du faisceau moyen, aucune d'elles par conséquent ne peut correspondre ni au faisceau superficiel, ni au faisceau profond.

RÉSUMÉ

Le dépresseur de la mâchoire inférieure des Oiseaux présente un assez grand nombre de dispositions diverses, suivant les espèces, et qui semblent, au premier abord, n'avoir que peu de caractères communs. Aussi, pour avoir une idée générale sur la constitution de ce muscle, est-il nécessaire d'étudier un grand nombre d'Oiseaux et de comparer entre eux les résultats obtenus.

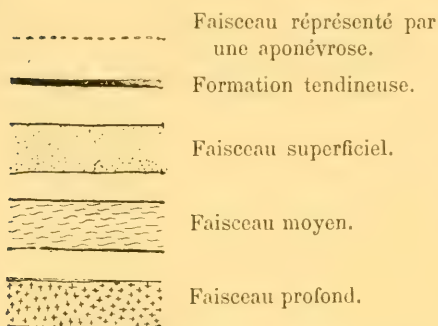
Si l'on se livre à un tel travail de comparaison, un des premiers faits qui frappent le naturaliste est que, dans le même ordre, ce

muscle ne présente pas toujours la même constitution, par exemple le Pic et les Perroquets, et que, au contraire, des Oiseaux d'ordres très différents, tels que, par exemple, l'Oie (Palmipède) et le Pélidne variable (Echassier) ont un dépresseur disposé d'après le même plan.

Un autre fait d'une grande importance, fourni par l'étude d'un grand nombre d'Oiseaux, est que les divers états observés ne diffèrent les uns des autres que par le nombre des faisceaux constitutifs. C'est ainsi que, dans le cas le plus complexe, on compte trois faisceaux auxquels j'ai donné les noms de faisceau superficiel, de faisceau moyen et de faisceau profond; les autres états dérivent de celui-ci par la disparition de l'un quelconque de ces faisceaux, le faisceau pouvant disparaître complètement ou laisser certains vestiges sous la forme d'aponévroses plus ou moins étendues. D'autres fois, le nombre des faisceaux semble réduit, mais ce n'est là qu'une apparence, deux ou même parfois trois faisceaux pouvant être fusionnés en une masse musculaire unique. Ce cas se différencie aisément du précédent: dans le cas de coalescence de plusieurs faisceaux, la masse unique à laquelle ils donnent naissance *conserve toutes les insertions crâniennes normales des faisceaux composants*; dans le cas de disparition d'un faisceau, au contraire, *les insertions crâniennes correspondantes disparaissent* en même temps que le feuillet. Mais, souvent aussi, les aspects qui résultent de la disparition ou de la soudure de faisceaux se ressemblent énormément, de sorte que ce n'est que par des recherches très suivies que l'on peut arriver à les distinguer les uns des autres. Aussi pour obvier autant que possible à cette confusion inévitable, ainsi que pour faciliter l'étude de ce muscle, je crois utile de donner les schémas ci-dessous, que j'ai dessinés d'après mes observations et qui m'ont été, dans des cas difficiles, d'un grand secours.

Les auteurs avaient bien signalé le fait que certains faisceaux du dépresseur pouvaient disparaître, mais aucun d'eux n'avait encore montré que les faisceaux disparus de ce muscle pouvaient laisser quelques vestiges sous forme d'aponévroses; ces aponévroses n'étaient même pas décrites encore. J'ajouterai ici que ces aponévroses ont les mêmes insertions crâniennes et les mêmes rapports que le faisceau disparu, et que dans bien des cas (Huppe commune, Tangara septicolor, Moineau de Java, Capucin à tête noire, Loriot jaune) un certain nombre de fibres musculaires provenant de la mandibule se fixent sur cette aponévrose et n'atteignent pas le crâne.

de sorte qu'inférieurement cette formation est mi-aponévrotique mi-musculaire ; enfin, chez un *Chrysotis amazone*, mais d'un seul côté seulement, j'ai pu constater que l'aponévrose qui, normalement correspond au feuillet moyen, était musculaire sur une très petite étendue. Pour ces diverses raisons, je me crois autorisé à penser



Faisceau représenté par une aponévrose.

Formation tendineuse.

Faisceau superficiel.

Faisceau moyen.

Faisceau profond.

FIG. 1. — Signes conventionnels employés dans les schémas.

que ces formations aponévrotiques que l'on rencontre chez certaines espèces, en lieu et place de certains faisceaux constitutifs du muscle, *lorsque ces faisceaux sont absents*, ne sont autre chose que les vestiges de ces derniers.

De l'étude qui précède, il résulte que les diverses dispositions du dépresseur des Oiseaux peuvent être comprises dans l'un des cas suivants ; pour chacun de ces cas je donne un schéma spécial :

1^o Les trois faisceaux constitutifs du muscle sont séparés les uns des autres sur toute leur longueur ; c'est le cas de l'Oie (fig. 2).

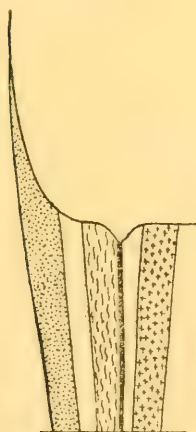


FIG. 2.

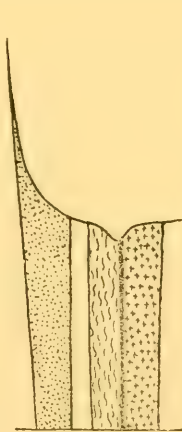


FIG. 3.

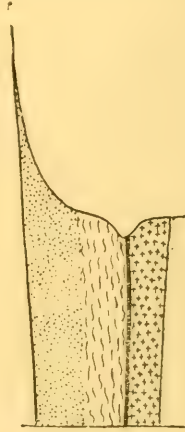


Fig 4.

2^o Les faisceaux moyen et profond se confondent en une masse indivise, le faisceau superficiel reste séparé des deux autres, le

muscle semble n'être constitué que par deux faisceaux. Canard, etc. (fig. 3).

3° Les trois faisceaux sont fusionnés en une seule masse musculaire. Dindon, etc. (fig. 4).

4° Les différents faisceaux du muscle sont séparés les uns des autres, mais le faisceau moyen fait défaut et est remplacé par un feuillet aponévrotique; la formation tendineuse est présente, mais séparée du reste du muscle. Cas très rare. Perroquet, etc. (fig. 5).

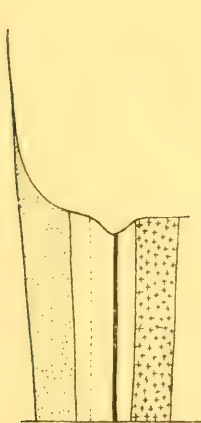


FIG. 5.

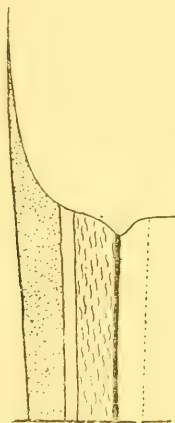


FIG. 6.

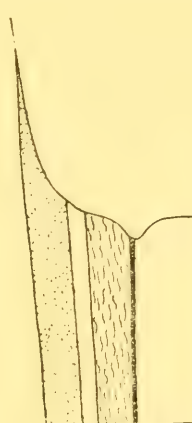


FIG. 7.

5° Le muscle ne possède que deux faisceaux musculaires séparés l'un de l'autre, le faisceau superficiel et le faisceau moyen. Le feuillet profond est représenté par une formation aponévrotique. Guillemot, etc. (fig. 6).

6° Le faisceau profond fait complètement défaut. Les deux faisceaux, superficiel et moyen, qui seuls constituent ce muscle, sont distincts l'un de l'autre. Corneille, etc. (fig. 7).

7° Le faisceau profond fait défaut; les faisceaux superficiel et moyen sont fusionnés en une seule masse musculaire. Plongeurs, etc. (fig. 8).

8° Le faisceau superficiel fait complètement défaut, le faisceau profond est aponévrotique; le muscle est donc réduit à son faisceau moyen. Goéland, etc. (fig. 9).

9° Les faisceaux superficiel et profond font entièrement défaut, le muscle est uniquement réduit à son faisceau moyen. Pic, etc. (fig. 10).



FIG. 8.

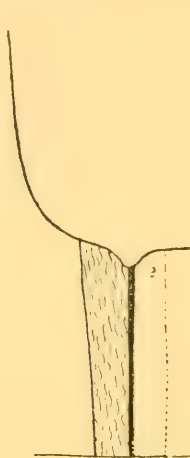


FIG. 9.

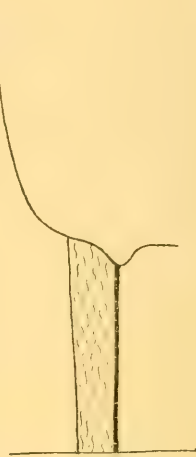


FIG. 10.

Ces schémas représentent les seuls états que j'ai pu observer ; théoriquement, il peut en exister d'autres, mais je ne les ai jamais rencontrés. Je ne veux pas montrer toutes les déductions que l'on peut tirer de l'examen de ces figures ; je ne m'arrêterai qu'à la suivante, par exemple. Dans les états 4, 8 et 10, le muscle n'est formé, en apparence, que par un seul faisceau ; mais un examen rapide des schémas montre immédiatement que l'état 4 est dû à la fusion des trois faisceaux primordiaux ; que dans l'état 8 le faisceau profond fait défaut et que les deux autres sont fusionnés ; que dans l'état 10 le faisceau moyen seul existe, les autres étant absents. Par un examen analogue, on distinguerait l'un de l'autre les états 3 et 7 qui sont au premier abord semblables, etc., etc.

Les différents faisceaux du déprimeur de la mâchoire inférieure des Oiseaux sont suffisamment distincts les uns des autres pour avoir pu être considérés, par certains auteurs, comme des muscles spéciaux auxquels ils ont donné des noms particuliers. Au contraire, et comme je l'ai dit plus haut, je pense que ces faisceaux font partie d'un seul et même muscle qui présenterait, par suite, plusieurs chefs d'insertion. Il est juste de faire remarquer que certains auteurs ont émis la même opinion, CUVIER, par exemple, qui a écrit : « Dans les Canards, il y a,

de chaque côté, trois muscles pour abaisser la mâchoire inférieure ; ou plutôt le digastrique (*Mastoïdo-génien*) se trouve partagé en trois portions distinctes ». Un certain nombre de faits, qui cependant n'ont pas encore été signalés dans ce but, militent en effet en faveur de cette manière de voir ; je ne citerai que les suivants :

Chez certains Oiseaux, le dépresseur de la mâchoire inférieure n'est formé que par une seule masse musculaire qui, par ses insertions supérieures, correspond à deux ou trois faisceaux de ce muscle chez d'autres Oiseaux ;

Il arrive souvent, et cela est surtout fréquent pour le faisceau supérieur, qu'un faisceau soit uni aux autres sur une assez grande partie de son étendue, de façon que leurs insertions supérieure ou inférieure soient confondues, sur le reste de sa longueur, ce faisceau étant indépendant des autres ;

Il arrive parfois que l'un des faisceaux du muscle est divisé en deux feuillets, mais incomplètement, les deux feuillets étant encore unis suivant un de leurs bords, de sorte que le muscle, en coupe, a la forme d'un U couché : $\sqsubset$, etc., etc.

Un des caractères constants du dépresseur de la mâchoire inférieure des Oiseaux est l'existence d'une formation tendineuse, tout à fait spéciale, située au sein même de la masse musculaire, qui va du crâne (le plus souvent de l'épine de l'occipital) à la mandibule (crête interne ou sommet de l'apophyse serpiforme) et dont la direction est généralement parallèle à celle des fibres du muscle.

Chez toutes les espèces, cette formation existe quel que soit le nombre des faisceaux que possède le dépresseur de la mâchoire inférieure. Parmi les nombreux Oiseaux que j'ai étudiés, elle ne fait défaut que chez l'Étourneau vulgaire (*Sturnus vulgaris* L.) et chez la Huppe vulgaire (*Hupupa epops* L.). Chez l'Étourneau vulgaire même, il existe quelques fibres tendineuses que l'on considère comme représentant la formation dont il est ici question ; ces fibres prennent naissance sur le sommet de l'apophyse occipitale et s'étalent ensuite en éventail sur la surface interne du muscle.

Chez tous les autres Oiseaux, la formation tendineuse du dépresseur est ordinairement accolée au faisceau moyen de ce muscle, dont elle semble être une dépendance, sauf chez certains Perroquets où elle est complètement séparée des autres parties du muscle. C'est un ligament le plus souvent arrondi, quelquefois rubanné, d'aspect

nacré, et possédant une assez grande résistance. Il est généralement placé sur le bord postérieur du faisceau moyen. Parfois, cette formation tendineuse est complètement séparée des autres parties du muscle (Chrysotis amazone); d'autres fois, quoique distincte du muscle, elle est appliquée contre celui-ci; dans d'autres cas encore, elle semble faire partie plus intégrante du dépresseur.

Le tendon du dépresseur de la mâchoire inférieure présente certaines particularités intéressantes qui méritent une mention spéciale, car elles sont d'une grande importance pour nous fixer sur la valeur morphologique de cette formation. C'est ainsi que, chez quelques espèces, ce tendon se continue par l'aponévrose de recouvrement du muscle ou par une aponévrose dont l'insertion crânienne rappelle celle d'un des faisceaux du dépresseur; ce fait est particulièrement net chez les Pigeons; on le rencontre également chez la Corneille (*Corvus corone* L.); les Plongeurs (*Colymbus*), la Chouette effraie (*Strix flammea* L.). D'autres fois un nombre plus ou moins considérable de fibres du dépresseur provenant de la mandibule viennent se fixer sur le tendon et n'atteignent donc jamais le crâne, c'est ce qui a lieu chez l'Oie domestique, le Pigeon ramier (*Columba palumbus* L.), le Pigeon biset (*Columba livia* L.), la Tourterelle (*Turtur auritus* Br.), les Plongeurs (*Colymbus*), le Pic épeiche (*Picus major* L.), l'Épervier commun (*Accipiter nisus* L.). Enfin, chez la Grive ordinaire (*Turdus musicus* L.), le Tangara septicolor (*Calliste tatao* L.), le Capucin à tête noire, le Moineau de Java (*Padda oryzivora* L.), l'Hirondelle de cheminée (*Hirundo rustica* L.), le Lorient jaune (*Oriolus galbula* L.), le tendon du dépresseur, dans sa moitié inférieure, est mi-charnu, mi-fibreux. Pour ces diverses raisons, il est permis de penser que la formation tendineuse du dépresseur de la mâchoire inférieure des Oiseaux n'est autre chose qu'une partie modifiée du muscle. Cette idée avait déjà été émise par certains auteurs qui cependant ne l'appuyaient sur aucune observation anatomique du genre de celles que je viens de donner. Ils pensaient que ce tendon remplaçait un des faisceaux du muscle lorsque celui-ci venait à manquer, cela ne peut pas être car, comme je l'ai dit plus haut, le tendon existe quel que soit le nombre des faisceaux du dépresseur. A mon avis, ce tendon ne serait la transformation que d'un certain nombre de fibres appartenant généralement au faisceau moyen.

MAMMIFÈRES

Chez les Mammifères, il n'existe pas de dépresseur de la mâchoire inférieure, comme chez les Batraciens, les Reptiles et les Oiseaux ; chez ces êtres, la mandibule est abaissée par un autre muscle, le digastrique. En présence de ces faits, on est en droit de se demander si le dépresseur de la mâchoire inférieure, qui prend parfois un si grand développement, disparaît brusquement chez les Mammifères d'une manière complète ou bien si, au contraire, il laisse quelques traces de son existence primitive sous une forme ou sous une autre. A la suite d'une longue série d'observations, j'ai cru retrouver ces vestiges sous l'aspect d'un mince faisceau musculaire ou sous celui d'un tendon ou d'une aponévrose ⁽¹⁾. Mais avant de montrer pour quelles raisons je considère ces formations comme représentant le dépresseur de la mâchoire inférieure, je vais les décrire chez les espèces où j'ai pu les rencontrer.

1^o FORMATION MUSCULAIRE.

Chez quelques rares Mammifères, certains auteurs ont décrit un tout petit muscle situé, de chaque côté de la tête, dans la partie antéro-supérieure de la région parotidienne. Ce muscle s'étend du bord postérieur du maxillaire inférieur au pavillon de l'oreille sur lequel, le plus souvent, il s'insère. Il est décrit sous les noms de *mandibulo-auriculaire*, *maxillo-auriculaire*, *auriculo-mandibulaire*, *auriculo-maxillaire*, *muscle externe du tragus*, *grand muscle du tragus*, etc.

Le mandibulo-auriculaire du Chien (*Canis familiaris* L.) est un muscle long et mince, oblique de haut en bas et d'arrière en avant. Il est situé dans le fond de la loge parotidienne, contre l'arcade zygomatique et le muscle temporal, il est recouvert par la glande parotide. Il s'insère, en haut, par des fibres charnues, sur le bord ventral du tragus et sur la face externe du tube de la conque, et, inférieurement, par un tendon aplati, sur le bord postérieur de la

(1) La plupart des anatomistes ont admis que le dépresseur de la mâchoire inférieure, par transformations successives, arrive à former le ventre postérieur du digastrique. Je discute plus loin cette opinion.

branche montante du maxillaire inférieur, entre l'articulation et l'apophyse angulaire. Il est innervé par les nerfs auriculaires postérieurs qui sont des branches du facial.

Chez le Blaireau (*Meles taxus* PALL.), j'ai précédemment décrit un muscle mandibulo-auriculaire qui consiste en un grêle faisceau légèrement oblique de haut en bas et d'arrière en avant. Il s'insère en haut, par des fibres charnues, sur la face externe du pavillon de l'oreille; en bas, il se fixe, par des fibres mi-charnues, mi-aponévrotiques, sur le bord postérieur du maxillaire inférieur près de l'apophyse angulaire que cet os forme en arrière. Le mandibulo-auriculaire du Blaireau est innervé par le facial.

Il existe un muscle mandibulo-auriculaire semblable à celui du Chien chez le Renard (*Canis vulpes* L.); chez cet être, ce muscle est moins long mais plus large qu'il ne l'est chez le Chien, il est également plus fort et plus épais.

STRAUSS-DURCKHEIM ⁽¹⁾ a décrit chez le Chat (*Felis catus domesticus* L.) un muscle mandibulo-auriculaire. Ce muscle est parallèle au conduit auditif externe sur la face externe duquel il repose; il est relativement plus court et plus large que celui du Chien. Il s'insère en bas sur le bord postérieur de la branche montante du maxillaire inférieur entre les apophyses angulaire et condylienne et, en haut, par des fibres charnues, sur le pavillon de l'oreille (hélix et bord ventral du tragus).

Chez le Maki mongoz (*Lemur mongoz* L.), il existe un muscle mandibulo-auriculaire dont les caractères sont identiques à ceux que possède le muscle similaire des êtres précédents.

Les auteurs l'ont également signalé chez le *Myrmecobius* et le Phascogale, parmi les Marsupiaux, je n'ai pas pu étudier ces formations, n'ayant pas eu ces êtres à ma disposition. Chez l'Oryctérope, HUMPHRY a décrit un muscle qui irait de la mandibule à la conque de l'oreille; j'ai disséqué un Oryctérope (*Orycteropus capensis* GEOFFR.), et au lieu du muscle que signale HUMPHRY, j'ai trouvé une formation mi-tendineuse mi-musculaire qui paraissait en tenir lieu; ce qui semblerait montrer que chez l'Oryctérope nous avons affaire à un muscle en pleine régression, puisque chez des sujets il est nettement constitué, tandis que chez d'autres il est remplacé par une formation en partie tendineuse.

(1) STRAUSS-DURCKHEIM. Anatomie descriptive et comparative du Chat, 1845.

KRAUSE ⁽¹⁾ a souvent rencontré chez le Lapin (*Lepus cuniculus* L.) une formation musculaire dont les caractères sont assez semblables à ceux d'un mandibulo-auriculaire. Ce muscle n'existerait donc pas chez tous les sujets; pour ma part, je n'ai jamais pu l'observer; mais, en son lieu et place, j'ai rencontré une formation aponévrotique qui semble le remplacer. Ce muscle irait du bord postérieur de la mandibule à la partie antérieure de l'hélix; une partie de ses fibres se fusionnerait avec celles du *platysma-myoïdes*.

Le muscle mandibulo-auriculaire du Tatou peba (*Dasypus peba* DESM.) possède des caractères particuliers qui méritent de nous arrêter un instant. Ce muscle présente une situation et des rapports semblables à ceux qu'offre ce même muscle chez les êtres précédents. Il prend naissance sur l'apophyse angulaire du maxillaire inférieur et de là se dirige obliquement de bas en haut et d'avant en arrière pour venir s'insérer *à la fois* sur le crâne et sur le pavillon de l'oreille. C'est-à-dire que le muscle mandibulo-auriculaire du Tatou peba possède en même temps les insertions supérieures d'un mandibulo-auriculaire ordinaire et celles d'un muscle dépresseur de la mâchoire inférieure d'un Vertébré inférieur. Les autres caractères de ces deux formations étant les mêmes, il en résulte que la disposition du muscle du Tatou peba constitue une intéressante et importante forme de passage entre les muscles mandibulo-auriculaire et dépresseur de la mâchoire inférieure.

En résumé, le muscle mandibulo-auriculaire des Mammifères est un tout petit muscle situé dans le fond de la loge parotidienne, généralement recouvert par la glande parotide. Il a une direction oblique de haut en bas et d'avant en arrière et fait ses insertions sur le bord postérieur de la branche montante du maxillaire inférieur, d'une part, et sur une région quelconque du pavillon de l'oreille, ordinairement le tragus, d'autre part. Il est innervé par le facial.

Ce muscle n'existe que chez un petit nombre de Mammifères seulement. On le rencontre chez une espèce, tandis qu'il fait défaut chez une autre très voisine; bien plus, d'après KRAUSE, chez une même espèce (Lapin), il peut être présent ou absent suivant les sujets. Ces faits joints à bien d'autres que je signalerai plus loin tendent à montrer que c'est là une formation en pleine régression.

(1) KRAUSE. Anatomie des Kaninchens, 1884.

Enfin, chez le Tatou peba, les caractères du mandibulo-auriculaire sont intermédiaires entre ceux d'un mandibulo-auriculaire normal et ceux d'un dépresseur de la mâchoire inférieure.

Le muscle mandibulo-auriculaire a été signalé par les auteurs chez des Prosimiens, chez le Chien, le Chat, le *Myrmecobius*, le Phascogale, l'Oryctérope ; je l'ai également rencontré chez le Blaireau, le Renard, le Tatou peba. Par contre, je ne l'ai jamais observé chez l'Homme, les Singes, les Ruminants, le Cheval, le Mulet, la Fouine, la Genette, la Loutre, le Rat, la Souris, le Myopotame, le Cobaye, le Campagnol, l'Écureuil, le Chlamyphore, etc., etc.

2° FORMATION TENDINEUSE.

Chez quelques Mammifères (Campagnol, Genette, etc.) où le muscle mandibulo-auriculaire fait défaut, on rencontre une formation tendineuse qui va de la mandibule au crâne. Le plus souvent, cette formation rappelle, par ses insertions, le muscle mandibulo-auriculaire ; elle prend naissance sur le bord postérieur de la branche montante du maxillaire entre l'apophyse angulaire et l'articulation, se dirige obliquement de bas en haut et d'avant en arrière et vient s'insérer sur le pourtour du trou auditif externe, soit uniquement sur le crâne, soit à la fois sur le crâne et sur le tube auditif. Ce tendon est souvent puissant et très gros ; d'autres fois, au contraire, il est plus ou moins grêle. Ce tendon ne donne insertion à aucun muscle (ptérygoïdien, masséter, etc.), c'est justement ce qui contribue à le différencier d'un autre tendon dont les insertions sont voisines et que j'ai dénommé *ligament tympano-maxillaire*. D'autre part, les insertions de ces deux ligaments sont assez différentes, le tympano-maxillaire s'attachant inférieurement sur l'angle même de la mandibule et, en haut, dans le voisinage de la bulle tympanique ou sur la bulle elle-même. J'ai précédemment montré ⁽¹⁾ que ce ligament tympano-maxillaire devait représenter la portion moyenne du cartilage de MECKEL.

Chez l'Oryctérope (*Orycteropus capensis* GEOFFR.), j'ai trouvé une formation tendineuse semblable à celle que je viens de décrire, mais dont les caractères tout à fait particuliers doivent nous retenir

(1) J. CHAINE. Contribution à l'étude du cartilage de Meckel (*G. R. de la Soc. de Biologie [réunion de Bordeaux]*, 3 février 1903).

un instant. Les rapports et les insertions sont toujours les mêmes que précédemment, cependant il est à remarquer qu'à sa partie inférieure il se fixe sur le sommet même de l'apophyse angulaire de la mandibule. Ce qui caractérise cette formation, c'est qu'elle n'est pas entièrement fibreuse, elle renferme un grand nombre de fibres musculaires parallèles à la direction générale et qui sont surtout abondantes vers l'insertion inférieure (en dedans et en avant). Je rappellerai simplement ici que HUMPHRY (voir page 42) a décrit chez cet être, au lieu de la formation mi-musculaire, mi-tendineuse que j'ai étudiée, un véritable muscle mandibulo-auriculaire dont les rapports et les insertions seraient les mêmes; ce qui semblerait montrer, comme je le disais plus haut, que chez l'Oryctérope, nous avons affaire à un muscle en pleine régression, puisque chez des sujets, il est nettement constitué, tandis que chez d'autres, il est remplacé par une formation en partie tendineuse.

Chez le Lapin (*Lepus cuniculus* L.) et le Cobaye (*Cavia cobaya* SCHREB.), j'ai également rencontré une formation tendineuse qui va de la mandibule au crâne. Sur la mandibule, elle s'insère, comme précédemment, près de l'apophyse angulaire du maxillaire inférieur; sur le crâne, elle se fixe sur l'os temporal, au niveau du trou auditif; chez le Cobaye même, cette insertion se poursuit sur le canal auditif cartilagineux. Chez ces espèces, cette formation est aplatie en une bande aponévrotique très mince de trois millimètres de largeur chez le Lapin, de un millimètre et demi chez le Cobaye, elle est appliquée contre la capsule parotidienne dont elle se distingue fort bien par son aspect et la direction de ses fibres.

KRAUSE a quelquefois rencontré chez le Lapin un muscle mandibulo-auriculaire, mais ne signale pas, pas plus d'ailleurs que les autres auteurs, le ligament que je viens de décrire. D'autre part, je n'ai jamais rencontré ce muscle chez les Lapins que j'ai étudiés, le ligament étant toujours seul dans mes préparations. En rapprochant ce fait d'autres similaires, il est permis de penser que la formation tendineuse est le représentant du muscle mandibulo-auriculaire qui aurait disparu et que l'on rencontrerait anormalement chez quelques sujets.

Chez le Surmulot (*Mus decumanus* PALL.), la Souris (*Mus musculus* L.), le Myopotame, j'ai trouvé une formation semblable à celle que je viens de décrire chez le Lapin et le Cobaye.

DEUXIÈME PARTIE

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DU DÉPRESSEUR
DE LA MACHOIRE INFÉRIEURE

Les auteurs désignent sous les noms de *Dépresseur de la mâchoire inférieure*, *Dépresseur de la mandibule*, *Abaisseur de la mâchoire inférieure* ⁽¹⁾, etc., un muscle qui sert à abaisser la mandibule et qui s'insère, d'une part, sur différentes parties du crâne et, d'autre part, sur la mandibule, en arrière de son articulation. Ils décrivent ce muscle chez les Oiseaux, les Reptiles et les Batraciens. Cependant si l'on étudie, d'une façon complète, la formation musculaire qui, chez ces êtres, concourt à abaisser la mandibule, on constate que, souvent, elle présente des insertions supérieures bien plus étendues que celles que je viens de signaler. Si, en effet, chez les Oiseaux et une partie des Reptiles (Crocodiliens et Chéloniens), cette formation s'insère uniquement sur le crâne, chez les autres Reptiles et chez les Batraciens, au contraire, bien que prenant encore une partie de ses insertions sur le crâne, elle s'étend bien en arrière de celui-ci, se fixant soit sur le *fascia dorsalis*, soit directement sur les apophyses épineuses des premières vertèbres et même, chez les Perrenni-branches, sur les arcs branchiaux (*faisceau branchial*). La plupart des auteurs qui ont étudié la myologie des Reptiles et des Batraciens décrivent dès lors deux muscles différents ayant pour but d'abaisser la mandibule et s'insérant l'un et l'autre sur le sommet de la mandibule. Pour eux, de ces deux muscles, l'un, l'antérieur, qui prend son origine sur le crâne, est l'analogue du dépresseur de la mâchoire inférieure des Oiseaux ; tandis que l'autre, le postérieur, qui se fixe sur la colonne vertébrale, est une formation toute différente à laquelle ils ont donné les noms de muscle *neuro-mandibularis*, *vertebro-mandibularis*, etc. Telle est, entre autres, l'opinion de HOFFMANN, SANDERS, VOLKMANN, etc.

(1) Pour la synonymie complète de ce muscle, voir la première partie de ce travail.

Si cette opinion peut être, en partie, soutenable dans certains cas, comme chez la Grenouille (*Rana esculenta* L.), par exemple, où il existe bien deux faisceaux musculaires entièrement distincts, l'un s'insérant sur le crâne, l'autre sur les apophyses épineuses de la colonne vertébrale, elle paraît beaucoup moins acceptable chez le Lézard vert (*Lacerta viridis* L.), l'Agame des colons (*Agama colonorum* DAUD.) et, en général, chez tous les Sauriens (sauf les Caméléons, dont le muscle a une constitution spéciale) où ces deux formations sont intimement réunies, de manière à ne constituer qu'une seule et même couche musculaire de forme triangulaire, à sommet inférieur. La remarque précédente est si vraie que quelques auteurs qui décrivent deux muscles distincts chez la plupart des espèces, n'en admettent plus qu'un seul chez certaines où cependant les insertions supérieures se font en partie sur la colonne vertébrale.

Après une étude comparée du dépresseur de la mâchoire inférieure et après comparaison des résultats obtenus avec ceux fournis par l'étude d'autres formations musculaires, j'ai été amené à penser, contrairement à l'opinion généralement admise, que les différents muscles que l'on décrit dans la région nuco-cervicale et qui s'insèrent sur le sommet de la mandibule, en arrière de son articulation, ne sont autre chose que des faisceaux séparés d'une seule et même formation musculaire.

Lorsque le dépresseur de la mâchoire inférieure comprend un faisceau crânien et un faisceau rachidien, ces deux faisceaux ont identiquement le même aspect et la même constitution; le plus souvent même, ils sont plus ou moins confondus au niveau de leur insertion inférieure; généralement ces deux formations sont contiguës sur toute leur longueur, et quelquefois aussi les deux faisceaux sont unis sur toute leur étendue de manière à ne former alors qu'une seule couche musculaire. Ils dépendent de territoires nerveux identiques et concourent à la même fonction physiologique. Enfin, l'un quelconque de ces faisceaux peut exister seul, généralement c'est le faisceau postérieur ou rachidien qui fait alors défaut; mais il arrive aussi (*Pélobate cultripède*) que c'est l'anérieur qui manque. Cette dernière remarque montre bien la parenté qui existe entre ces deux faisceaux.

Le fait qui se présente ici n'est en somme qu'un cas d'une disposition assez commune. Il n'est pas rare, en effet, de voir un muscle s'insérer sur des parties du squelette absolument différentes, et il est

même arrivé souvent que les anatomistes ont alors décrit comme muscles spéciaux les chefs d'insertion d'une même formation musculaire. C'est ainsi que, par exemple, je puis tout d'abord citer la vaste couche musculaire à fibres transversales des Chondroptérygiens, que j'ai précédemment dénommée *transverse jugulaire*. Chez la Grande Roussette (*Scyllium canicula* Cuv.) les auteurs n'y décrivent pas moins de trois muscles pairs; il est vrai que ces formations possèdent, dans cette espèce, une individualité assez grande, mais cependant je les considère simplement comme des chefs d'insertion pour des raisons que j'ai longuement discutées autrefois et sur lesquelles je n'ai pas à revenir ici; je me bornerai à rappeler simplement l'une des principales d'entre celles qui m'ont conduit à ces conclusions. Comme je l'écrivais dernièrement encore, si l'on fait l'étude comparée du transverse jugulaire chez un grand nombre de Chondroptérygiens, on voit que le nombre des chefs d'insertion est moindre chez certaines espèces, par exemple les Raies et les Torpilles, qu'il ne l'est chez la Grande Roussette, et qu'enfin dans certains cas, parmi lesquels je peux citer le Marteau commun (*Zygaena malleus* Risso) et le Bouclé (*Echinorhinus spinosus* BLAINV.), cette formation est *complètement indivise* sur toute son étendue *bien que présentant encore les multiples insertions que l'on peut constater chez les êtres où cette formation est le plus divisée*.

Je puis encore citer, dans le même ordre d'idées, le transverse jugulaire des Oiseaux. Chez ces êtres, le plus souvent, ce muscle est constitué par deux feuillets, un feuillet superficiel et un feuillet profond; l'anatomie comparée de ce muscle, dans l'ensemble de l'Ordre, montre, en effet, d'une façon *indéniable*, que ces deux feuillets constituent un seul et même muscle. Un grand nombre d'auteurs, la majorité même, considèrent cependant chacun de ces feuillets comme un muscle spécial et leur donnent un nom particulier.

En somme, je puis comparer ce qui se présente ici avec ce qui existe pour certains muscles de l'Homme. Le biceps, par exemple, se divise en deux chefs d'insertion que les anatomistes ne considèrent cependant pas comme deux muscles; le diaphragme fournit une foule de faisceaux d'insertion parfois fort différents les uns des autres, comme, par exemple, ceux qui se rendent sur la colonne vertébrale, on les décrit cependant comme faisant partie d'un même muscle; je pourrais aussi citer le quadriceps fémoral, dont les faisceaux s'insèrent sur l'os coxal et sur le fémur; le grand oblique

qui s'attache à la fois sur les sept ou huit dernières côtes, sur l'os coxal, sur l'arcade crurale et sur la ligne blanche, etc., etc.

D'autre part, l'étude du dépresseur de la mâchoire inférieure dans tout l'embranchement des Vertébrés montre que, à mesure que l'on considère un Vertébré plus élevé en organisation, l'insertion supérieure de ce muscle devient de moins en moins étendue, autrement dit, se fait sur moins de parties diverses et a une tendance à devenir exclusivement crânienne, ce qui est atteint chez les Chéloniens, les Crocodiliens et les Oiseaux. En effet, chez certains Urodèles (Axolotl, Protée, Ménobranche, etc.), le muscle s'insère sur le crâne (en différents points), sur le *fascia dorsalis* ou la colonne vertébrale et même sur le premier arc branchial ou sur l'arc hyoïdien. Chez d'autres Urodèles (Triton, Salamandre, etc.) et chez les Anoures, l'insertion a seulement lieu sur le crâne et sur la colonne vertébrale, les insertions branchiales et hyoïdiennes n'existent plus. Cette même disposition se retrouve également chez les Ophidiens et la plupart des Sauriens. Chez les Crocodiliens, les Chéloniens et enfin chez les Oiseaux, l'insertion n'est que crânienne. Il est à remarquer qu'il existe tous les passages entre la disposition des Sauriens et celle des Oiseaux, c'est ainsi que, chez le Lézard vert (*Lacerta viridis* L.), le muscle s'étend très loin en arrière, tandis que chez l'Agame des colons (*Agama colonorum* DAUD.), l'insertion supérieure s'étend peu en arrière du crâne.

Ce caractère particulièrement intéressant du dépresseur de la mâchoire inférieure n'est pas propre à ce muscle ; j'ai déjà signalé une manière d'être absolument semblable pour le digastrique et pour le muscle que j'ai dénommé le *transverse jugulaire*.

Dans mon travail sur l'*Anatomie comparée de certains muscles sus-hyoïdiens*, j'ai appelé digastrique, chez les Reptiles, un faisceau musculaire situé sur le bord externe du muscle génio-hyoïdien, avec lequel il peut être uni sur une plus ou moins grande étendue et que j'ai considéré comme l'origine phylogénique du digastrique des Mammifères. Si l'on fait une étude comparée complète du digastrique ainsi entendu, on voit qu'à mesure que l'on considère un Vertébré plus élevé dans l'échelle animale, l'insertion postérieure de ce muscle se rapproche de plus en plus de la base du crâne.

C'est ainsi que chez les Ophidiens, en effet, l'insertion supérieure de ce muscle a lieu sur les apophyses épineuses des vertèbres cervicales ; ce même fait se présente encore chez quelques Sauriens,

mais déjà, chez ces derniers êtres, cette insertion est plus rapprochée du crâne. Chez le Caméléon vulgaire (*Chamaeleon vulgaris* CUV.), ce muscle ne s'attache plus que sur la corne de l'hyoïde; cette insertion se rapproche de l'extrémité de la corne chez les Crocodiliens, sauf chez le Gavial du Gange (*Gavialis gangeticus* GMEL.). Enfin, chez les Chéloniens, ce faisceau s'insère tout à fait sur l'extrémité de la corne; cette extrémité est fixée au crâne par un très court ligament, de sorte que le muscle arrive ainsi en contact avec la base même du crâne. Chez un Mammifère, l'Oryctérope du Cap (*Orycteropus capensis* GEOFFR.), j'ai trouvé une disposition absolument semblable à celle que présentent les Chéloniens; ce dernier état nous conduit à la disposition normale du digastrique des Mammifères, qui ne s'insère plus que sur le crâne.

Le transverse jugulaire présente le même caractère. Chez les Chondroptérygiens, en effet, ce muscle s'attache sur la face externe des sacs branchiaux, sur les cornes de l'hyoïde et sur les mandibules; chez les Batraciens, il ne s'insère plus que sur les cornes de l'hyoïde et sur les mandibules, et seulement sur les mandibules chez les Reptiles. Chez les Oiseaux, il s'insère encore sur la mâchoire inférieure, mais, chez quelques-uns d'entre eux, il se fixe également sur le crâne. Ce n'est que chez les Mammifères qu'il s'insère toujours sur le crâne (apophyse styloïde); chez ces derniers êtres, il ne présente pas d'autre insertion supérieure.

D'après tout ce qui précède, chez les Vertébrés inférieurs (Batraciens, Ophidiens, la majorité des Sauriens), le dépresseur de la mâchoire inférieure serait donc constitué par deux faisceaux distincts, l'un antérieur (faisceau crânien), qui se fixe sur le crâne, l'autre postérieur (faisceau rachidien), qui s'attache soit sur le *fascia dorsalis*, soit directement sur les apophyses épineuses des premières vertèbres cervicales; ces deux faisceaux sont ou bien unis ou bien séparés. Chez les Caméléoniens, les Crocodiliens, les Chéloniens et les Oiseaux, au contraire, ce muscle prend uniquement ses insertions sur le crâne, le faisceau rachidien n'existant plus. Il y a de nombreuses formes de passage entre ces deux états extrêmes, qui sont réalisées par la diminution progressive du faisceau postérieur; quelquefois, au contraire, mais rarement, ces états intermédiaires sont dus à la disparition du faisceau antérieur.

Quant au faisceau antérieur, il présente des caractères assez

variables. Généralement, lorsque le muscle comprend une portion crânienne et une portion rachidienne, il est, le plus souvent, disposé en une lame musculaire absolument indivise. Au contraire, lorsque le faisceau crânien existe seul, il se divise le plus souvent en plusieurs faisceaux. Cette division du muscle en plusieurs faisceaux est le moins indiquée chez les Caméléoniens, où l'on voit se former le premier plan de clivage ; peu à peu, chez les Chéloniens, les Crocodiliens, ce processus s'accroît pour atteindre son maximum chez les Oiseaux. Parfois, cependant, chez les Ophidiens, bien que le dépresseur de la mâchoire inférieure comprenne un faisceau crânien et un faisceau rachidien, le premier de ces faisceaux est divisé en plusieurs parties comme dans le cas précédent, et même le clivage de ce faisceau, chez les Pythons, rappelle fort bien ce qui existe chez les Oiseaux. Enfin, chez les Oiseaux, existe, au sein même du dépresseur, une formation tendineuse spéciale qui semble être une différenciation d'une partie du muscle ; cette formation paraît prendre naissance dès les Lacertiens, comme je l'ai déjà fait remarquer précédemment.

Pour terminer l'histoire du dépresseur de la mâchoire inférieure, je ferai remarquer que, chez les Poissons Plectognathes, les moyens d'union qui existent entre les pièces de l'opercule et la mâchoire inférieure font que, toutes les fois que les pièces de l'opercule sont portées en arrière, la mâchoire inférieure est tirée en bas ; les muscles de l'opercule seraient donc liés, dans leurs effets, avec les mouvements de la mâchoire inférieure. Aussi est-ce pour cette raison que des naturalistes, G. CUVIER, par exemple, ont pensé que « les muscles de l'opercule des Poissons pouvaient être considérés comme les analogues du digastrique des Mammifères ». Quoi qu'il en soit, de minutieuses recherches, poursuivies depuis longtemps, chez un grand nombre d'espèces de Poissons, ne m'ont jamais permis de rencontrer une formation quelconque, musculaire ou tendineuse, qui puisse être comparée au dépresseur de la mâchoire inférieure des autres Vertébrés. J'ai seulement vu un tendon qui se rend du sommet de la mandibule à un point quelconque d'une pièce operculaire (l'interoperculaire ou le préoperculaire), et que j'ai dénommé le ligament *mandibulo-operculaire* ⁽¹⁾, mais les caractères de cette

(1) J. CHAINE. Sur le ligament « mandibulo-operculaire » des Téléostéens (*Procès-verbaux de la Soc. des Sciences phys. et nat. de Bordeaux*, 1903-1904).

formation sont complètement différents de ceux que possède le dépresseur de la mâchoire inférieure.

Tels sont les caractères généraux du dépresseur de la mâchoire inférieure considéré dans l'ensemble de l'embranchement des Vertébrés ; mais la valeur morphologique de ce muscle doit nous arrêter un moment.

S'appuyant, en partie, sur le fait que le dépresseur de la mâchoire inférieure n'existe que chez les êtres où il n'y a pas de *muscle digastrique nettement caractérisé* ⁽¹⁾ et qu'il fait, au contraire, défaut chez les Mammifères où se trouve un digastrique parfaitement développé, les auteurs ont pensé que le dépresseur de la mâchoire inférieure contribuait à constituer le digastrique des Mammifères, et ils ont adopté l'hypothèse de l'illustre anatomiste GEGENBAUR sur l'origine phylogénique de ce dernier muscle.

D'après le professeur GEGENBAUR, le digastrique se formerait par la fusion de deux muscles primitivement distincts, l'un postérieur (futur ventre postérieur) qui ne serait autre chose que le dépresseur de la mâchoire inférieure, l'autre antérieur (futur ventre antérieur) ayant une direction primitivement transversale. Dans un premier stade de cette évolution, le futur ventre antérieur prendrait une direction longitudinale, perpendiculaire, par conséquent, à celle qu'il avait précédemment ; dans une deuxième période, ce faisceau viendrait s'insérer sur l'os hyoïde, ainsi d'ailleurs que le dépresseur de la mâchoire inférieure qui, pour cela, perdrait ses insertions mandibulaires ; enfin, ces insertions hyoïdiennes subiraient ensuite un processus de régression, et les deux muscles, originellement distincts, se fusionneraient en se réunissant par un tendon intermédiaire.

Contrairement à cette opinion, m'appuyant sur de nombreux faits fournis tant par l'anatomie comparée que par l'embryogénie, et que j'ai analysés dans des publications antérieures à celle-ci, j'ai été amené à admettre que le dépresseur de la mâchoire inférieure ne fournissait nullement le ventre postérieur du digastrique. D'après l'hypothèse que j'ai formulée à ce sujet, le digastrique tirerait son origine

(1) Je dis nettement caractérisé, parce que chez les Reptiles, entre autres, il existe certains faisceaux que je considère comme représentant un stade du développement phylogénique du digastrique.

d'une masse embryonnaire primitive par clivage longitudinal ; la partie interne de cette masse fournirait le génio-hyoïdien et peut-être aussi d'autres muscles ; la partie externe se transformerait progressivement de façon à donner le digastrique lui-même. Il est à remarquer que mon hypothèse sur l'origine phylogénique du digastrique permet d'expliquer certains faits particuliers que l'on rencontre normalement chez quelques Mammifères, ainsi que certaines anomalies qui ont été décrites chez l'Homme et dont l'existence était jusqu'ici plus ou moins obscure.

Pour confirmer mon hypothèse, il restait à montrer ce que devenait, chez les Mammifères, le dépresseur de la mâchoire inférieure. Si, en effet, ce muscle ne constitue pas une portion du digastrique, il serait étrange qu'il disparaisse complètement dès la base de la classe des Mammifères sans laisser, chez aucune espèce, quelque trace de son existence primitive. Une longue série d'observations m'ont permis de retrouver, chez quelques Mammifères, des vestiges de ce muscle sous l'aspect d'un mince faisceau musculaire ou sous celui d'un tendon ou d'une aponévrose et ont ainsi confirmé ma manière de voir. D'autre part, ce qui confirme aussi cette interprétation des faits, c'est que j'ai rencontré des formes de passage, de la plus haute importance, entre ces vestiges et le dépresseur de la mandibule des Vertébrés inférieurs (Tatou peba, *Oryctérope*).

Chez quelques rares Mammifères, certains auteurs ont décrit un tout petit muscle situé de chaque côté de la tête, dans la partie antéro-supérieure de la région parotidienne, entre la parotide et la paroi du crâne. Ce muscle, innervé par un rameau du facial, consiste en un grêle faisceau légèrement oblique de haut en bas et d'arrière en avant. Par son extrémité supérieure, il s'insère sur la face externe du pavillon de l'oreille ; en bas, il se fixe sur le bord postérieur du maxillaire inférieur. Entre autres noms, ce muscle a reçu celui de *mandibulo-auriculaire*. Dans la première partie de ce travail, j'ai étudié ce muscle chez un certain nombre de Mammifères : Chien, Chat, Maki, Blaireau, Renard, etc. Le muscle mandibulo-auriculaire n'existe que chez quelques rares Mammifères, il se rencontre chez une espèce et peut faire défaut chez une autre très voisine ; bien plus, KRAUSE a montré que, chez une espèce (le Lapin), ce muscle pouvait être présent ou absent suivant les sujets. D'autre part, par ses insertions spéciales, sa situation, ses rapports, il se différencie entièrement

des muscles moteurs superficiels de l'oreille ; certains auteurs ont même écrit qu'ils ne savaient pas à quelle formation ils pouvaient le rattacher.

Mais si l'on compare les caractères du mandibulo-auriculaire à ceux du dépresseur de la mâchoire inférieure des Reptiles supérieurs ou des Oiseaux, on remarque que ces deux muscles ont la même innervation (facial), la même manière d'être générale, les mêmes rapports, la même insertion inférieure ; les insertions supérieures seules sont différentes. Mais ici encore, de même que nous avons vu les insertions supérieures du dépresseur de la mandibule des Vertébrés inférieurs se limiter peu à peu de façon à devenir exclusivement crânienne, il est probable, même certain, que les insertions crâniennes du dépresseur se sont progressivement modifiées de façon à ne se faire uniquement que sur le pavillon de l'oreille, comme chez le mandibulo-auriculaire ; c'est ce qui semble découler de la disposition particulière que présente ce muscle chez le Tatou peba (*Dasypus peba* DESM.). Chez cet Edenté, où déjà le digastrique est remplacé par un sterno-maxillien ⁽¹⁾, il existe un muscle placé sur les parties latérales du crâne, qui prend naissance sur l'angle du maxillaire inférieur et qui, de là, se dirige obliquement de bas en haut et d'avant en arrière, de manière à venir se fixer, *à la fois, sur le crâne et sur la base du pavillon de l'oreille*. Ce muscle possède donc des caractères intermédiaires entre ceux du dépresseur de la mandibule des Vertébrés inférieurs et ceux du mandibulo-auriculaire des Mammifères ; c'est donc là une forme de passage très importante entre ces deux formations.

Dès lors n'est-il point permis de penser que le muscle mandibulo-auriculaire n'est que le vestige du dépresseur de la mâchoire inférieure ? Par suite du développement considérable qu'a pris le muscle digastrique chez les Mammifères, le dépresseur de la mandibule, dont la fonction est semblable à celle du digastrique, a peu à peu diminué d'importance, au point de ne plus constituer qu'un faisceau très grêle. En même temps, comme cela résulte fort bien de la disposition spéciale du Tatou peba (*Dasypus peba* DESM.), l'insertion supérieure du dépresseur de la mandibule, qui se fait sur le crâne,

(1) J'ai montré que le muscle sterno-maxillien, que j'ai décrit chez quelques Édentés et Cétacés, n'était autre chose qu'un stade du développement phylogénique du digastrique ; cet état étant exactement représenté chez quelques Reptiles.

s'est progressivement déplacée pour venir se faire sur la face externe du pavillon de l'oreille.

Chez d'autres Mammifères, au lieu d'un muscle, il existe un tendon ou une formation aponévrotique qui va, obliquement de bas en haut et d'avant en arrière, du sommet ou du bord postérieur de la mandibule au crâne, au niveau du trou auditif externe; par ses insertions, le plus souvent, cette formation rappelle le muscle mandibulo-auriculaire. Je l'ai décrit chez la Girafe, le Surmulot, la Souris, le Cobaye, etc. Ce tendon ou cette aponévrose représente encore, je crois, le dépresseur de la mâchoire inférieure; les rapports, la direction, la manière d'être générale, les insertions sont encore semblables, et, d'autre part, ici encore, il existe une forme de passage des plus nettes entre le dépresseur et cette formation tendineuse. Chez l'Oryctérope, en effet, il existe une formation particulière semblable au tendon que je viens de décrire, mais qui n'est *pas entièrement fibreuse*; elle renferme un grand nombre de fibres musculaires parallèles à la direction générale de la formation et qui sont surtout abondantes vers l'insertion inférieure (en dedans et en avant). De plus, HUMPHRY a décrit chez cet être, au lieu de la formation mi-musculaire mi-tendineuse que j'ai observée, un véritable muscle mandibulo-auriculaire dont les rapports et les insertions seraient les mêmes, ce qui semblerait donc montrer que, chez l'Oryctérope, nous avons affaire à un muscle en pleine régression puisque, chez des sujets, il est nettement constitué, tandis que chez d'autres il est remplacé par une formation tendineuse.

En résumé donc, je crois que chez des Mammifères, on retrouve le dépresseur de la mandibule des Vertébrés inférieurs sous l'aspect d'une nouvelle formation musculaire en voie de régression; ce processus s'accroissant, le muscle ne serait plus représenté, chez d'autres espèces, que par une formation fibreuse. Souvent même, le dépresseur disparaît complètement, sans laisser aucune trace de son existence primitive.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION.....	Page 1
-------------------	-----------

PREMIÈRE PARTIE

<i>Description du dépresseur de la mâchoire inférieure chez différentes espèces.....</i>	3
Poissons (en note).....	3
Batraciens.....	3
Reptiles.....	9
Oiseaux.....	17
Mammifères.....	41

DEUXIÈME PARTIE

<i>Morphologie générale du dépresseur de la mâchoire inférieure.....</i>	46
--	----





OBSERVATIONS NOUVELLES

SUR LES

CREVETTES DE LA FAMILLE DES ATYIDÉS

PAR

E.-L. BOUVIER,

PROFESSEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

En publiant ce court travail, je n'ai pas la prétention de donner une monographie complète de la famille des Atyidés. Mes visées sont infiniment plus modestes : elles consistent à soumettre aux zoologistes un certain nombre d'observations nouvelles que j'ai pu faire en revisant la collection des Atyidés du Muséum, et à grouper en tableaux synoptiques toutes les espèces actuellement connues qui rentrent dans le groupe.

Cette étude est la suite et le complément naturels des minutieux travaux que M. DE MAN (1892) a consacrés aux Caridines, et du très utile mémoire où M. ORTMANN (1894) a réuni et brièvement caractérisées toutes les formes étudiées jusqu'en 1894. Des recherches que j'ai entreprises, il résulte que ces deux auteurs ont mis en évidence la plupart des caractères propres à la détermination des Atyidés ; aussi trouvera-t-on une analogie assez grande entre leurs tableaux dichotomiques et ceux qui sont le fruit du présent travail. Les modifications que j'ai dû introduire dans l'œuvre de mes prédécesseurs sont le résultat de mes propres recherches ou de celles effectuées depuis 1894 par d'assez nombreux zoologistes. Ces dernières sont toutes mentionnées dans la liste bibliographique qu'on trouvera plus loin ; pour les autres, je renvoie au travail de M. ORTMANN (1894) où elles sont indiquées avec le plus grand détail. Ce procédé n'est peut-être pas à l'abri des critiques, mais il a du moins l'avantage d'éviter des redites.

CLASSIFICATION ET AFFINITÉS DES ATYIDÉS.

Comme l'observe justement M. ORTMANN, les Atyidés se rattachent aux Eucyphotes très primitifs de la famille des Acanthéphyridés; ils s'en distinguent d'ailleurs par leurs mandibules dépourvues de palpes, et par leurs pinces dont les doigts portent à l'extrémité un pinceau de poils. Tous habitent les eaux douces, tandis que les Acanthéphyridés sont des animaux marins et abyssaux; les trois Caridines (*Caridina truncifrons*, *C. cicinnuli* et *C. tenuirostris*) que SP. BATE (*Proc. Zool. Soc.*, 1863, p. 499) a signalées dans le Golfe de St-Vincent, en Australie, sont des Crangonides ou des *Virbius*.

M. ORTMANN a résumé, de la manière suivante, les caractères de la famille: « Mandibules fortes et dépourvues de palpe, à couronne large, dilatée et légèrement divisée. Les quatre premières paires de péréiopodes (pattes) munies d'épipodites ⁽¹⁾. Les deux premières paires presque égales, et terminées par des pinces que porte un carpe non segmenté. Extrémités des doigts des pinces avec un bouquet de poils. Rostre long ou court, armé ou non de denticules disposés en scie ».

Je crois avec M. ORTMANN que les Atyidés se rapprochent beaucoup des Acanthéphyridés, et que sans doute ils en dérivent, bien que leurs mandibules soient dépourvues de palpes. Sans doute les *Acanthephyra* ne présentent pas d'exopodites à la base des trois paires de pattes postérieures, mais d'autres Acanthéphyridés sont bien plus primitifs à ce point de vue et se rapprochent étrangement des Atyidés; tels sont, par exemple, les *Oplophorus* où SP. BATE a relevé la formule appendiculaire suivante (CHALLENGER, vol. XXIV, p. 762):

(1) Les épipodites font défaut dans le genre *Limnocaridina*.

	PATTES ou PÉRÉIOPODES					PATTES-MÂCHOIRES		
	V	IV	III	II	I	3	2	1
Pleurobranchies...	1	1	1	1	1	0	0	0
Arthrobranchies...	0	1	1	1	1	1	0	0
Podobranchies et épipodites.....	0	Ep.	Ep.	Ep.	Ep.	Ep.	Ep. + pod.	0
Exopodites.....	1	1	1	1	1	1	1	1

Dans les *Acanthephyra*, d'après le même auteur, les épipodites des pattes IV sont atrophiés, mais il existe une arthrobranchie à la base des pattes-mâchoires moyennes (2) et un épipodite sur les pattes-mâchoires antérieures (1). Si l'on suppose un Acanthéphyridé semblable où se trouvent condensés les caractères des *Oplophorus* et des *Acanthephyra*, mais muni en outre d'une seconde arthrobranchie (1) à la base des pattes-mâchoires postérieures, il ne sera pas difficile d'en déduire, par simple réduction, la formule branchiale de tous les Atyidés.

La famille des Atyidés pourrait être citée comme type d'un groupe par enchaînement; ce caractère lui donne un intérêt tout spécial, mais ne laisse pas de rendre fort délicat le groupement générique des espèces.

Depuis l'époque où M. ORTMANN publia son travail, la famille s'est enrichie du genre *Limnocaridina*, établi par M. CALMAN, et du genre *Syncaresis* fondé par M. HOLMES; de sorte qu'elle se divise actuellement en 8 genres qu'on peut assez bien caractériser de la manière suivante :

(1) Les deux branchies qu'on observe à la base des pattes-mâchoires postérieures dans la plupart des Atyidés sont vraisemblablement toujours deux arthrobranchies ainsi que l'observe M. CALMAN (1899, 708). M. POCKOCK (*Ann. Nat. Hist.* (6), vol. 3, p. 13, 1889) a justement constaté qu'elles présentent ce caractère dans l'*Atya occidentalis* et j'ai vu qu'il en est de même dans d'autres espèces d'*Atya*.

	Des exopodites à la base de toutes les pattes; parfois une paire d'épines supra-orbitaires.....		<i>Xiphocaris</i> MART.	
Des exopodites au moins à la base des pattes des deux paires antérieures.	Les exopodites font défaut, au moins à la base des pattes V; carpe des pattes antérieures excavé en avant; une paire d'épines supra-orbitaires.	Le carpe des pattes II n'est pas beaucoup échancré en avant.	yeux bien développés.	<i>Syncaris</i> HOLMES
		le carpe des pattes II fortement excavé en avant.	yeux rudimentaires.	<i>Troglocaris</i> DORM.
				<i>Atyaephyra</i> BRIT. CAP.
Pas d'exopodite à la base des pattes; (carpe des pattes antérieures excavé en avant, pas d'épines supra-orbitaires).	Carpe des pattes II non excavé en avant.	Pas d'épines hépatiques; des épipodites à la base des pattes I à IV; neuf branchies de chaque côté.....		<i>Caridina</i> EDW.
		Une paire d'épines hépatiques; pas d'épipodites à la base des pattes; quatre branchies de chaque côté.....		<i>Linnocaridina</i> CALM.
	Carpe des pattes II excavé en avant; épipodites et branchies de Caridine.	Les pinces ne sont pas fendues jusqu'à la base.....		<i>Ortmannia</i> RATHB.
		Les pinces sont fendues jusqu'à la base et dès lors formées par deux doigts à peu près semblables.....		<i>Atya</i> LEACH

Xiphocaris v. MARTENS 1872.

(*Ephyra* DE HAAN 1849 (nom. pr.); *Miersia* KINGSLEY 1879;

Paratya MIERS 1882).

Les *Xiphocaris* représentent les types les plus primitifs de la famille et se rapprochent certainement beaucoup des Acanthephyridés; on sait depuis longtemps qu'elles sont munies d'exopodites à la base de toutes les pattes, et, d'autre part, les observations de M. Pocock nous permettent de croire que, dans la *X. elongata* au moins, la formule branchiale ne diffère pas beaucoup de celle des *Oplophorus*. Dans cette espèce, d'après M. Pocock (1889), les appendices répondraient à la formule suivante :

	PATTES ou PÉRÉIOPODES					PATTES-MACHOIRES		
	V	IV	III	II	I	3	2	1
Pleurobranchies...	1	1	1	1	1	1	0	0
Arthrobranchies...	0	1	1	1	1	1	0	0
Podobranchies et épipodites.....	0	Ep.	Ep.	Ep.	Ep.	Ep.	0	0
Exopodites.....	Ex.	Ex.	Ex.	Ex.	Ex.	Ex.	Ex.	Ex.

Et d'autre part, j'ai pu constater que dans la *X. compressa*, il y a une podobranchie, peut-être même un épipodite, à la base des pattes-mâchoires de la 2^e paire. Malheureusement, les *Xiphocaris* sont rares dans les collections, et le Muséum ne possède que 4 exemplaires fort mal conservés de la *X. compressa*; c'est pourquoi je suis peu affirmatif au sujet de l'épipodite antérieur de cette dernière espèce, mais j'ai observé sur un de nos spécimens la présence d'un exopodite sur les pattes de la paire postérieure, et celle d'un exopodite et d'un épipodite sur les pattes de la paire précédente. De sorte que la formule appendiculaire de cette espèce doit s'identifier presque complètement avec celle des *Oplophorus*.

Les *Xiphocaris* se distinguent d'ailleurs de ce dernier genre par l'atrophie complète de l'épine antennaire, c'est-à-dire par l'absence de toute pointe sur l'angle antéro-inférieur de la carapace;

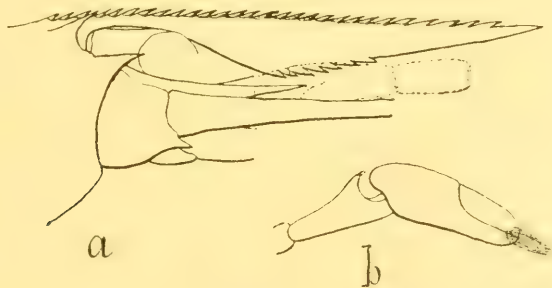


FIG. 1. — *Xiphocaris compressa*.

dans la *X. compressa* et, à un plus haut degré même dans la *X. elongata*, cet angle est obtus, sans aucun prolongement spiniforme, moins arrondi pourtant que chez les espèces du genre *Acanthephyra*.

D'après M. ORTMANN, l'un des caractères essentiels du genre *Xiphocaris* serait l'absence de toute échancrure bien notable sur le bord antérieur des carpes des pattes de la 1^{re} paire. Comme le montre la figure ci-jointe (fig. 1, *b*), il n'en est certainement pas ainsi dans les exemplaires que je rapporte à la *X. compressa*; là, en effet, le carpe est fort échancré, autant au moins que dans les espèces du genre Caridine, et, d'ailleurs, les autres zoologistes n'ont mentionné ce caractère ni dans leur description, ni dans leurs figures de la *X. compressa*.

Quoi qu'il en soit, le genre *Xiphocaris* comprend actuellement deux espèces que M. ORTMANN caractérise brièvement de la manière suivante :

A¹. Pas d'épines supra-orbitaires. Rostre plus ou moins long, avec une série interrompue de dents sur son bord supérieur, la série basilaire comptant 9-18 dents, et la série apicale 3-6. Bord inférieur du rostre avec de nombreuses dents (16-40). **X. elongata** GUÉRIN 1857. (Antilles).

A². Des épines supra-orbitaires (fig. 1, *a*). Rostre à peu près aussi long que le scaphocérîte (écaille antennaire) ou un peu plus long. Série ininterrompue de 20 à 28 dents en dessus, de 2 à 8 en dessous. **X. compressa** DE HAAN 1849. (Japon, Flores, Australie).

La 1^{re} espèce a été divisée par M. ORTMANN en quatre variétés d'après la longueur du rostre :

Var. *typica* : rostre plus long que la carapace ;

Var. *intermedia* : rostre plus long que le scaphocérîte ;

Var. *gladiator* : rostre plus long que les pédoncules antennulaires ;

Var. *brevirostris* : rostre plus court que ces derniers pédoncules.

Ces variétés correspondent à des formes précédemment distinguées par M. Pocock (1889) :

La var. *typica* correspond à la. *X. elongata* de M. Pocock.

La var. *intermedia* correspond à la *X. gladiator* v. *intermedia*.

La var. *gladiator* correspond à la. . . *X. gladiator*.

La var. *brevirostris* correspond à la *X. brevirostris*.

La *X. compressa* est représentée dans la collection du Muséum par 4 exemplaires recueillis à Melbourne. M^{lle} RATHBUN l'a signalée à Fusan, dans la Corée (1902, 50).

Syncaris S.-J. HOLMES 1900.

M. HOLMES a défini ce nouveau genre de la manière suivante (1900, 211) : « Carapace non carénée en avant, armée d'épines supra-orbitaires et antennaires. Rostre long et élancé, armé de dents sur l'un et l'autre bord, arrondi en dessus à sa base. Antennules bilagellées, le fouet externe avec sa portion basale épaissie. Maxillipèdes externes munis d'un exognathe. Deux paires de péréiopodes, ou davantage, munies d'exopodites. Chélipèdes de la première paire courts et assez forts ; carpe court et distalement échancré pour recevoir le propodite. Chélipèdes de la seconde paire plus longs et plus grêles que les premiers, à carpe long et sans excavation distale. Les trois paires suivantes de péréiopodes sont plus longues que les chélipèdes ; leurs doigts sont courts et spinuleux en dessous. Tous les segments abdominaux sont arrondis en dessus. Extrémité du telson tronquée ou largement arrondie ».

Ainsi caractérisé, ce genre ne se distinguerait pas des *Xiphocaris* et les deux formes qui le constituent devraient prendre place dans ce dernier groupe à côté de la *X. compressa* ; ce fut du reste la manière de voir primitive de M. HOLMES qui décrivit d'abord l'une de ces espèces sous le nom de *Miersia pacifica* (1893, 577, pl. XXI, fig. 27 et 28) à cause de ses grandes ressemblances avec la *Miersia* (*Xiphocaris*) *compressa* DE HAAN. En fait, c'est dans la discussion de la diagnose précédente et dans la description des deux espèces du genre qu'il convient de chercher les caractères vraiment essentiels des *Syncaris*. Ces deux espèces, dit M. HOLMES, se distinguent par la *présence d'une forte épine suborbitaire* (a prominent suborbital spine) et par *l'absence de tout exopodite à la base des pattes postérieures* ; ces deux caractères distinguent absolument les *Syncaris* des *Xiphocaris*, et c'est à eux que revient la première place dans la diagnose du genre. M. HOLMES croyait également que l'excavation du carpe des pattes antérieures distingue les *Syncaris* de la *Xiphocaris compressa* ; mais on a vu plus haut (p. 62) que l'excavation existe parfaitement dans cette dernière forme.

On ne connaît pas la formule appendiculaire des *Syncaris*, de sorte qu'il est difficile de fixer les relations de ces Crustacés avec les *Xiphocaris* ; elles sont vraisemblablement fort étroites et l'on peut

croire que la *X. compressa* établit un passage entre les deux genres. Pourtant la *X. compressa* est dépourvue d'épine sur l'angle antéro-inférieur de la carapace, tandis que cette épine est très développée dans les *Oplophorus* et, d'après M. HOLMES (qui la désigne sous le nom d'épine sub-orbitaire), dans les *Syncaris* également ; à ce point de vue, par conséquent, les Crevettes de ce dernier genre ont conservé un caractère d'Acanthéphyride qui a disparu dans la *X. compressa*.

Les deux espèces du genre *Syncaris* proviennent l'une et l'autre de la Californie ; elles ont été décrites par M. HOLMES et peuvent se caractériser brièvement de la manière suivante :

- A¹. Rostre à peu près aussi long que la carapace, son bord supérieur armé d'une ou deux épines et son bord inférieur de 5-9. Des exopodites sur les pattes des quatre paires antérieures..... **S. pacifica** HOLMES 1895.
(Sonoma County).
- A². Rostre ayant à peu près la moitié de la longueur de la carapace, à bord supérieur arrondi et inerme, à bord inférieur muni de 3-5 denticules dans sa moitié distale. Des exopodites, probablement localisés sur les pattes des deux paires antérieures..... **S. Trewi** HOLMES 1900.
(Los Angeles County).

Je n'ai vu aucun représentant de ces deux espèces.

Troglocaris DORMITZER 1853.

Le genre *Troglocaris* est essentiellement caractérisé par l'adaptation à la vie cavernicole, adaptation qui a entraîné, comme de coutume, la disparition de tous les pigments du corps y compris le pigment rétinien, une réduction sensible des pédoncules oculaires et un amincissement extrême de la couche chitineuse des téguments.

Ces animaux se rapprochent beaucoup des *Xiphocaris*, et M. ORTMANN croyait même qu'ils présentent également des exopodites sur toutes les pattes (1894, 399) ; pourtant, ils ne portent ni exopodites ni épipodites à la base des pattes postérieures, ainsi que CLAUS l'a justement observé, et d'ailleurs leur formule appendiculaire se fait remarquer par la disparition d'un certain nombre d'arthrobranchies.

	PATTES ou PÉRÉIOPODES					PATTES-MACHOIRES		
	V	IV	III	II	I	3	2	1
Pleurobranchies...	1 (réduite)	1	1	1	1	0	0	0
Arthrobranchies...	0	0	0	0	1	1 + 1 rud.	0	0
Epipodites et podo- branchies.....	0	Ep.	Ep.	Ep.	Ep.	Ep.	Pod.	Ep. (rud.)
Exopodites.....	0	1	1	1	1	1	1	1

En somme c'est très vraisemblablement la formule de la *X. compressa*, avec une réduction notable dans le nombre des arthrobranchies et la suppression des exopodites postérieurs ; à ce dernier point de vue les *Troglocaris* se rapprochent également des *Syncares*.

Le genre *Troglocaris* n'est représenté que par une seule espèce, la *T. Schmidtii* DORMITZER, des cavernes de Kumpole et de Gurk ;

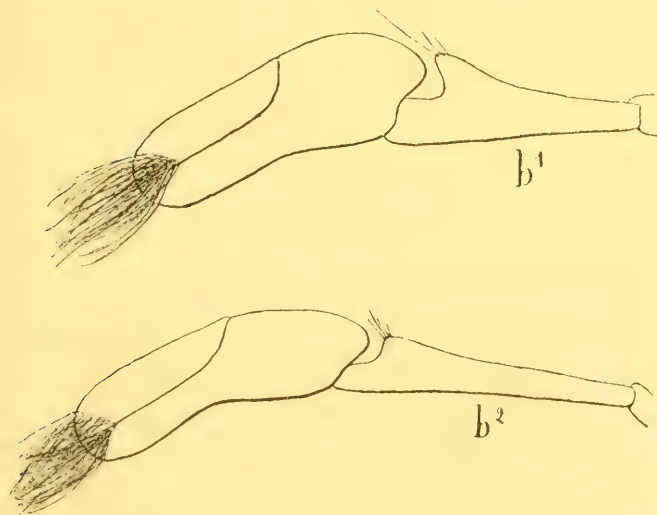


FIG. 2. — *Troglocaris Schmidtii*.

comme la *Xiphocaris compressa*, la *T. Schmidtii* est armée d'une paire d'épines supra-orbitaires.

Dans la remarquable et riche collection de cavernicoles que

M. ARMAND VIRÉ a réunie au Muséum, se trouvent cinq exemplaires de cette espèce : trois de la grotte d'Odolina près Matera, en Autriche, deux autres de la grotte de Humpolje. Les variations du rostre sont extraordinaires chez ces Crevettes : dans deux exemplaires, cette partie du front dépasse le pédoncule antennulaire, atteint presque l'extrémité du scaphocérîte, et présente 30 dents en dessus, 4 ou 5 en dessous ; dans un autre, le rostre ne dépasse pas sensiblement le second article antennulaire et porte 13 dents en dessus, 3 en dessous ; dans un autre enfin, le rostre est à peine plus long que le 1^{er} article antennulaire, il présente toujours 3 dents sur son bord inférieur, mais en dessus il est complètement inerme dans sa partie terminale et son armature se réduit à 8 dents qui occupent la partie basilaire.

Dans tous ces exemplaires, on observe facilement que les carpes des deux premières paires de pattes (fig. 2, b^1 , b^2) commencent à s'échancrer dans leur partie distale, et que l'articulation des pinces se trouve sensiblement en dehors du milieu de cette échancrure. Cette disposition est surtout très manifeste dans les pattes antérieures (b^1).

Atyaephyra DE BRITO CAPELLO 1866.

(*Hemicaridina* ORTMANN 1890).

Longtemps confondu avec les Caridines, ce genre présente en réalité les affinités les plus étroites avec les *Xiphocaris* (et les *Syncares*) dont il diffère surtout par ses pinces modifiées et sa formule appendiculaire plus réduite. En fait, les *Atyaephyra* doivent se rattacher, soit aux *Xiphocaris* munies d'épines supra-orbitaires soit aux *Syncares* ou à quelque espèce très voisine. Leur formule appendiculaire ne diffère de celle des *Troglocaris* que par la disparition des exopodites des pattes III et IV, et par l'atrophie complète de l'arthrobranchie rudimentaire des pattes-mâchoires postérieures. M. BOAS a très exactement indiqué les 7 branchies qu'on observe à droite comme à gauche dans l'unique espèce du genre, mais il a omis de mentionner l'épipodite très normal qu'on trouve à la base des pattes-mâchoires de la 3^e paire. Les pattes des deux paires antérieures ressemblent beaucoup à celles des *Troglocaris*, mais elles sont à un degré d'évolution plus avancé : leurs

carpes, en effet, présentent une échancrure distale bien plus profonde, et leurs pinces s'articulent bien plus latéralement sur l'une des extrémités de cette échancrure.

L'unique espèce du genre, l'*A. Desmaresti* MILLET 1832 (*Caridina Desmaresti* des anciens auteurs), est commune dans les cours d'eau de l'Europe méridionale. J'ai observé que l'espèce habite également le nord de l'Afrique, et que tous les Atyidés algériens décrits et figurés par LUCAS sous le nom de *Caridina longirostris* ne sont pas autre chose que des *Atyaephyra Desmaresti* très normaux. Les exemplaires du Muséum sont nombreux; pour la France, ils proviennent de la Marne, de la Bretagne, du département de Maine-et-Loire, de la Seille à Cuisery, et de La Mosson près Montpellier; ceux du nord de l'Afrique ont été recueillis aux environs de Tanger par M. BUCHET, en divers points de l'Algérie par LUCAS, aux environs de Bône par M. EDOUARD CHEVREUX, et en Tunisie, dans plusieurs ruisseaux, par M. DU CHAIGNON. M. DEHAUT a récemment capturé l'espèce en Corse, près d'Ajaccio.

La dentition et la longueur du rostre sont très variables, bien moins pourtant que le volume des œufs. La formule rostrale moyenne est $\frac{5 + 15 - 20}{3 - 7}$, mais les dimensions des œufs varient entre $\frac{680 \mu}{520 \mu}$ (exemplaires de Montpellier) et $\frac{460 \mu}{240 \mu}$ (exemplaire d'Ajaccio); entre ces deux extrêmes on peut observer les passages suivants: $\frac{650 \mu}{400 \mu}$ (Maroc), $\frac{500 \mu}{340 \mu}$ (Alger), $\frac{480 \mu}{310 \mu}$ (Maine-et-Loire); il est difficile de fixer jusqu'à présent la cause de ces différences. Le carpe des pattes antérieures présente aussi des variations de longueur assez grandes, mais il est normalement plus court que la pince.

Caridina MILNE-EDWARDS 1837.

(*Caradina* KINGSLEY, 1879).

Chez les Caridines, nous voyons complètement disparaître les exopodites des pattes ambulatoires et se réaliser la formule branchiale caractéristique de tous les Atyidés supérieurs, à l'exception des *Limnocaridina*.

Cette formule branchiale est la suivante :

	PATTES ou PÉRÉIOPODES					PATTES-MACHOIRES		
	V	IV	III	II	I	3	2	1
Pleurobranchies...	1	1	1	1	1	0	0	0
Arthrobranchies...	0	0	0	0	1	{ 1 + 1 réd. }	0	0
Podobranhies ou épipodites.....	0	Ep.	Ep.	Ep.	Ep.		Pod.	{ Ep. (rud.) }
Exopodites	0	0	0	0	0	1	1	1

J'ai observé cette formule dans chacun des trois groupes qui constituent le genre : chez la *C. Wycki* var. *paucipara* pour le premier, chez la *C. togoensis* var. *Decorsei* pour le second et chez la *C. typa* pour le troisième ; d'autre part, M. CALMAN (1899, 709) a également signalé neuf branchies dans la *C. typa* et dans la *C. Wycki*.

Les Caridines sont toujours dépourvues (fig. 3, *a*) de la paire d'épines supra-orbitaires qu'on observe dans les *Atyaephyra*, les *Troglocaris* et certaines *Xiphocaris* ; elles doivent probablement dériver de ce dernier genre (ou des *Syncaris*) mais, à coup sûr, ne sont pas issues des deux premiers, car leur formule branchiale est plus complexe. Nous observons, en effet, que leur arthrobranchie antérieure a des dimensions notables, tandis qu'elle est rudimentaire chez les *Troglocaris* et complètement atrophiée chez les *Atyaephyra* ; d'ailleurs leurs pleurobranchies de la dernière paire sont toujours bien développées, tandis qu'elles ont subi une réduction très forte dans les *Troglocaris*. Dans la *C. Pasadenae*, on observe une épine à l'angle inféro-antérieur de la carapace, comme dans les *Syncaris* et les *Oplophorus*.

Chez les Caridines, comme dans beaucoup des formes précédentes, le carpe des pattes antérieures (fig. 3, *b*¹) a perdu définitivement sa forme allongée et grêle ; toujours plus court que les pinces, il s'élargit considérablement, souvent même présente une excavation profonde sur son bord distal et toujours s'articule avec le propodite par son angle inférieur ; quand ces deux dernières dispositions

coexistent simultanément, on voit généralement la pince se dilater en arrière de l'articulation carpienne et par conséquent se mouvoir

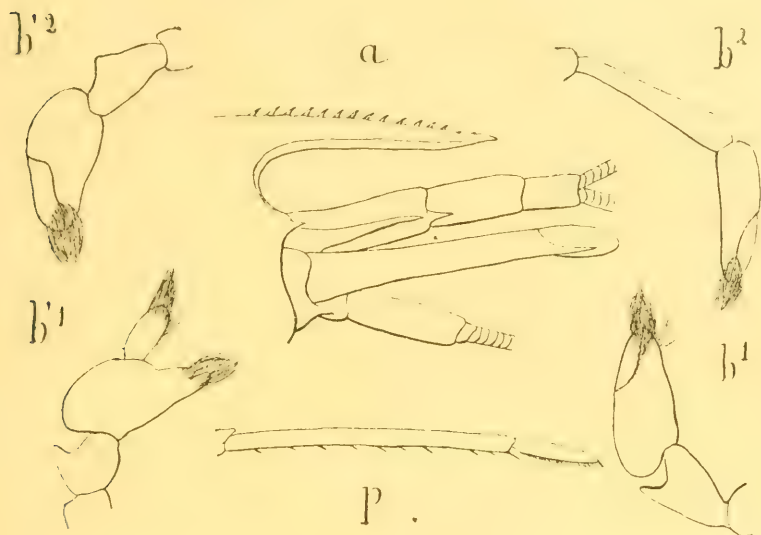


FIG. 3. — *Caridina apiocheles* (a , b^1 , b^2 , p) et sa mut. *Edwardsi* (b'^1 , b'^2).

sur un point d'appui sub-terminal. On passe ainsi au mode d'articulation très singulier qui caractérise les *Ortmannia* et les *Atya*. Chez la *C. brevicarpalis*, cette disposition est réalisée aussi parfaitement que possible dans les pattes de la 1^{re} paire; mais le carpe de la paire suivante se range encore dans le type caridinien normal, bien qu'il soit déjà plus court que les pinces; il en est de même chez la *C. Pasadenae*, avec cette différence que le carpe des pattes de la 2^e paire est très allongé. J'ai observé une disposition analogue dans la *C. apiocheles*, mais parmi les 11 exemplaires qui représentent actuellement cette espèce, il s'en trouve un où les pattes de la 2^e paire sont presque identiques à celles de la 1^{re} (fig. 3, b'^2); on pourrait être tenté de ranger cet exemplaire dans le genre *Ortmannia* puisqu'il en présente tous les caractères essentiels, mais abstraction faite de ses pattes de la 2^e paire, il est tellement identique aux spécimens normaux de la *C. apiocheles* qu'il est impossible de le considérer autrement que comme une forme ortmannienne de cette dernière espèce. Ainsi les Caridines présentent une évolution manifeste vers le genre *Ortmannia*; leurs espèces les plus primitives en

sont fort différentes, et se rapprochent surtout des *Xiphocaris* par leur rostre grêle et par la structure de leurs pattes préhensiles; mais elles passent progressivement à des formes où se manifestent les caractères ortmanniens, et lorsque ces caractères sont réalisés dans le rostre et dans les pattes antérieures, il suffit d'une simple répétition métamérique (pattes de la 2^e paire ressemblant à celles de la première) pour que des exemplaires ortmanniens apparaissent brusquement dans la progéniture d'une Caridine. J'ai constaté cette mutation évolutive dans la *C. apiocheles*, mais il est probable qu'on observera des transformations analogues dans la *C. brevicarpalis* et dans beaucoup d'autres Caridines à évolution avancée.

Il n'est pas facile de réunir en groupes et de caractériser nettement les 40 espèces qui sont réunies actuellement dans le genre Caridine; elles sont fort voisines les unes des autres, encore que leurs types extrêmes semblent au premier abord très dissemblables, et ce n'est pas sans une analyse délicate qu'on arrive à trouver leurs traits distinctifs. Cette analyse a été faite, avec un plein succès par M. DE MAN (1892), et bien que ce distingué carcinologiste n'ait pas entrepris l'étude monographique du genre, on lui doit néanmoins les règles d'une classification fort rationnelle, dont M. ORTMANN (1894) ne s'est guère écarté dans la suite. Malgré la grande concordance qui existe entre ces auteurs, je dois observer cependant que les deux groupes primordiaux de M. DE MAN ne sont pas identiques à ceux de M. ORTMANN: M. DE MAN les caractérise par l'armature du bord supérieur du rostre qui est tantôt inerme, tantôt armé de denticules; tandis que M. ORTMANN réunit dans un groupe toutes les espèces dont le rostre est inerme sur les deux bords, et dans un autre celles où l'un de ces bords au moins est muni de denticules. J'ai donné la faveur au système de M. DE MAN, car je me suis aperçu que les dents rostrales inférieures sont singulièrement plus variables que celles de l'autre bord; on verra plus loin, en effet, que beaucoup d'espèces ont un bord ventral complètement inerme ou muni d'un petit nombre de denticules. D'ailleurs j'ai cru nécessaire de subdiviser en deux groupes les espèces qui présentent des denticules sur le bord supérieur du rostre. Il suffira de jeter un coup d'œil sur le tableau suivant pour saisir les principes qui ont servi de règle à la classification que je propose, et pour se convaincre qu'on s'éloigne progressivement des formes primitives du genre

à mesure qu'on se rapproche des dernières espèces du troisième groupe.

Dans le premier groupe, celui de la *C. nilotica*, j'ai cru devoir établir deux sections suivant que la pointe du rostre présente dorsalement un denticule subterminal ou en est dépourvu ; c'est l'examen d'un nombre très considérable d'individus qui m'a donné confiance dans ce caractère.

M. DE MAX a depuis longtemps attiré l'attention sur les différences considérables qui existent dans le volume des œufs, non seulement entre les diverses espèces du genre, mais parfois aussi entre les diverses variétés d'une même espèce. Au contraire de ce que l'on observe dans le *Palaeomonetes varians* et dans beaucoup de Crustacés abyssaux, ces différences ne sont pas le fait de l'habitat, mais semblent résulter de l'évolution propre du genre. Dans le premier groupe, en effet, les formes munies de gros œufs sont très rares. (*C. Wycki*, var. *paucipara*) ; dans le second, elles sont déjà bien plus nombreuses (*C. togoensis*, *C. fossarum* et *C. syriaca*?, *C. Davidi*, *C. pareparensis*, *C. apiocheles*, *C. Richtersi*, *C. timorensis*, etc.), dans le troisième enfin, elles semblent présenter toutes de très gros œufs à l'exception de la *C. typa*.

TABLEAUX DICHOTOMIQUES

DES GROUPES ET DES ESPÈCES DU GENRE *Caridina*.

I. — Tableau des groupes.

Rostre plus ou moins denticulé le long de sa ligne médiane dorsale, saillant en carène suivant cette ligne et presque toujours aussi suivant la ligne médiane ventrale, aciculiforme lorsque ces carènes sont peu élevées, en forme de sabre lorsqu'elles sont dilatées en lame.	Rostre infléchi vers le haut dans sa partie terminale, rarement un peu plus court et presque toujours plus long que les pédoncules antennulaires..... Groupe 1 (de la <i>C. nilotica</i>).
	Rostre horizontal ou infléchi vers le bas, plus court ordinairement ou, dans quelques cas très rares, à peine plus long que les pédoncules antennulaires..... Groupe 2 (de la <i>C. laevis</i>).

Rostre complètement inerme le long de sa ligne médiane dorsale, souvent court et triangulaire, et alors dépourvu de carènes ou faiblement caréné..... Groupe 3 (de la *C. typa*).

II. — Tableau des espèces.

Groupe 1 (de la *C. nilotica*).

(Dans ce groupe, la carène dorsale du rostre est toujours dépourvue de denticules disposés en scie, sur une longueur plus ou moins grande de sa partie terminale).

A¹. Dans sa partie terminale dépourvue de denticules en scie, la carène dorsale du rostre est armée d'un denticule ou d'une saillie, juste avant la pointe.

B¹. Carpe des pattes I beaucoup plus court que la main (rostre un peu plus court que la carapace, dépourvu de scie denticulaire dans son quart terminal qui présente deux denticules dorsaux, l'un médian, l'autre

subapical). $\frac{20}{8-10}$ **C. grandirostris** ST., 1860.

(île Loo-Choo).

B². Carpe des pattes I à peu près aussi long ou plus long que la pince.

C¹. Les denticules dorsaux de la région proximale du rostre sont peu nombreux et très espacés; rostre grêle.

D¹. Rostre à peine plus court ou un peu plus long que la carapace, les pattes antérieures atteignent le milieu du dernier article

antennaire. $\frac{1-10}{12-23}$ **C. gracillima** LANCHESTER, 1901.

(île près de Singora).

D². Rostre deux fois aussi long que la carapace, inerme sur la moitié environ de sa longueur; les pattes antérieures atteignent

à peine l'extrémité de l'avant-dernier article antennaire. $\frac{8-10}{24-37}$

..... **C. gracilirostris** DE MAN, 1892.

(Célèbes, Flores, Sumatra).

C². Les denticules dorsaux de la région proximale du rostre sont nombreux et serrés.

D¹. Rostre grêle, deux fois environ aussi long que la carapace,

$\frac{22}{17}$ **C. Modiglianii** NOBILI, 1900.

(Engano, dans l'archipel Malais).

D². Rostre comprimé latéralement en lame de sabre, moins de 2 fois aussi long que la carapace.

E¹. Carpe des pattes II 1 fois 1/2 aussi long que large; petits œufs de 0,4 sur 0,2.

F¹. Le rostre dépasse l'écaille antennaire, ses dents proxi-

males ne dépassent pas le bord orbitaire. $\frac{14-24}{11-16}$

..... **C. nilotica** ROUX, 1833.

F². Le rostre ne dépasse pas l'écaille, 2 ou 3 de ses dents

basilaires sur la carapace. $\frac{13-18}{9-12}$

..... **id. var. Minnahassae** DE MAN, 1902.

(Célèbes).

*E*². Carpe des pattes II 2 fois au moins aussi long que large.

*F*¹. Œufs petits de 0,4 sur 0,2.

*G*¹. Le doigt des pattes V égale $\frac{1}{5}$ du propodite $\frac{16-30}{10-17}$
 **id. var. Wycki** HICKSON, 1888
 (Afrique australe, Océanie).

*G*². Le doigt des pattes V égale au moins le $\frac{1}{4}$ du propodite
 $\frac{12-20}{11-18}$ **id. var. gracilipes** DE MAN, 1892
 (Célèbes, Madagascar).

*F*². Œufs gros, de 0, sur 0,5 $\frac{11-20}{12-18}$
 **id. var. paucipara** DE MAN, 1898
 (Afrique australe).

*A*². Rostre complètement inerme dans la partie terminale de sa carène dorsale.

*B*¹ Le rostre dépasse ordinairement de beaucoup l'extrémité des pédoncules antennulaires; en tous cas, il se relève fortement à sa pointe.

*C*¹ Rostre très comprimé latéralement, sauf vers la pointe, dépourvu de denticules dans sa partie terminale sur un tiers au plus de sa longueur du côté dorsal, sur un quart du côté ventral. $\frac{2+16-4+18}{8-11}$
 **C. Simoni** BOUV., 1904
 (Ceylan).

*C*² Rostre grêle, égalant 1 fois $\frac{1}{2}$ la longueur de la carapace, inerme en-dessus au moins dans sa moitié apicale, partout denticulé en dessous. $\frac{2+7-3+12}{14-26}$ **C. ensifera** SCHENKEL, 1902
 (Célèbes).

*B*² Le rostre se termine au voisinage de l'extrémité des pédoncules antennulaires, il s'infléchit très faiblement vers le haut.

*C*¹ Rostre dorsalement dépourvu de denticules dans sa moitié terminale qui est fort étroite. $\frac{3+7}{6}$ **C. acutirostris** SCHENKEL, 1902
 (Célèbes).

*C*² Rostre en lame de sabre, dorsalement denticulé au moins sur les $\frac{2}{3}$ de sa longueur. $\frac{12-20}{4-14}$ **C. Sarasinorum** SCHENKEL, 1902
 (Célèbes).

Groupe 2 (de la *C. laevis*).

*A*¹ Carpe des pattes I environ deux fois aussi long que large, celui des pattes II au moins aussi long que la main.

*B*¹ Épine de la base des antennules plus courte que le 1^{er} article de ces appendices.

*C*¹ Les doigts des pattes V ont au moins le $\frac{1}{3}$ de la longueur du propodite.

*D*¹ Les doigts des pattes V ont environ le 1/3 de la longueur du propodite ; rostre atteignant environ l'extrémité des pédoncules antennulaires.

*E*¹ Rostre garni de dents jusqu'au bout. $\frac{3+14}{6}$
..... **C. togoensis** HILGENDORF, 1893
(Togoland).

*E*² Rostre dépourvu de dents à l'extrémité. $\frac{3+17-3+24}{6-9}$
..... **id. var. Decorsei** BOUV., 1904
(Congo-Chari).

*D*² Les doigts des pattes V ont environ la moitié de la longueur du propodite ; le rostre dépasse rarement le 2^e article antennulaire.

*E*¹ Rostre sans grand espace terminal inerme. $\frac{3+9-3+19}{3-15}$
..... **C. laevis** HELLER, 1862
(Java).

*E*² Grand espace terminal inerme en dessus. $\frac{14}{4}$
..... **C. denticulata** DE HAAN, 1849
(Japon).

*C*² Les doigts des pattes V sont plus courts que le 1/3 du propodite.

*D*¹ Rostre nettement plus court que les pédoncules antennulaires.

*E*¹ Rostre à peine denté à son extrémité et atteignant le milieu du dernier article des pédoncules antennulaires. $\frac{20-30}{14}$
..... **C. multidentata** ST., 1860
(Célèbes).

*E*² Rostre denté jusqu'au bout qui atteint le milieu du 2^e article des pédoncules antennulaires. $\frac{0+24}{9}$
..... **C. vitiensis** BORRAD., 1898
(Fidji).

*D*² Rostre à peu près aussi long ou un peu plus long que les pédoncules antennulaires.

*E*¹ Carène dorsale denticulée jusqu'au bout. $\frac{3+15-3+20}{7-9}$
..... **C. fossarum** HELLER, 1862
(Perse, Syrie).

*E*² Carène dorsale inerme en avant.

*F*¹ Sur près de sa moitié terminale ; dents inférieures en avant sur la carène ventrale. $\frac{10-15}{4-12}$
..... **C. africana** KINGSLEY, 1822
(Afrique australe).

*F*² sur un quart au plus de sa longueur ; dents inférieures sur le milieu de la carène ventrale. $\frac{16}{2}$
..... **C. syriaca** BOUV., 1904
(Syrie).

*B*² L'épine basilaire des antennules dépasse le 1^{er} article des pédoncules.

C^1 Les pattes II n'atteignent pas l'extrémité des écailles $\frac{9+20-29}{3-7}$
 **C. serratirostris** DE MAN, 1892
 (Flores, Saleyer).

C^2 Les pattes II dépassent les écailles $\frac{15-25}{2-8}$
 **id. var. celebensis** DE MAN, 1892
 (Célèbes).

A^2 Carpe des pattes antérieures au plus une fois et demie aussi long que large celui des pattes II au moins aussi long que la main.

B^1 Les pattes II n'atteignent pas le bout libre de l'écaïlle antennaire; le rostre atteint au moins la base du 2^e article des antennules.

C^1 Doigts des pattes II à peu près deux fois aussi longs que la portion palmaire (œufs petits et nombreux).

D^1 Carpe des pattes I nettement plus long que large.

F^1 $\frac{0+10-0+19}{2-6}$ **C. Weberi** DE MAN, 1892
 (Flores, Célèbes, etc.).

F^2 $\frac{5+11-5+15}{3-6}$ **id. var. sumatrensis** DE MAN, 1892
 (Sumatra).

D^2 Carpe des pattes I presque aussi long que large $\frac{15-22}{10-18}$
 **C. japonica** DE MAN, 1892
 (Japon).

C^2 Les doigts des pattes I et II ne sont jamais beaucoup plus longs que la portion palmaire; souvent, sinon toujours, des œufs énormes et peu nombreux.

D^1 Les premières dents rostrales supérieures se trouvent à peu près au niveau du bord orbitaire, ou un peu en arrière de ce bord.

E^1 Carène ventrale du rostre bien développée.

F^1 Le doigt des pattes V égale au moins le 1/3 du propodite; rostre infléchi vers le bas, inerme ou faiblement denticulé du côté ventral. $\frac{1+7-2+11}{0-4}$
 **C. Davidi** BOUV., 1904
 (Inkiafou).

F^2 Le doigt des pattes V égale au plus le 1/4 du propodite rostre légèrement relevé et fortement denticulé en dessous $\frac{1+13}{8}$ **C. angulata** sp. nov.
 (Madagascar).

E^2 Carène ventrale nulle ou peu saillante; rostre droit ou infléchi vers le bas.

F^1 Le doigt des pattes II est légèrement plus long que la portion palmaire.

G^1 Le doigt des pattes postérieures égale au moins le 1/3 de la longueur du propodite. $\frac{3+10-3+15}{0-3}$
 **C. pareparensis** DE MAN, 1892
 (Célèbes).

*G*² Le doigt des pattes postérieures atteint environ le 1/4 de la longueur du propodite. $\frac{0+10-1+16}{0-2}$
 **C. Richtersi** THALLW., 1891
 (île Maurice).

*F*² Le doigt des pattes II est plus court que la portion palmaire; celui des pattes V égale au moins le 1/4 du propodite..... **C. apiocheles** BOUV., 1904
 (Seychelles).

*D*² Les premières dents rostrales sont très loin en avant du bord orbitaire; le doigt des pattes V égale le 1/3 ou le 1/4 de la longueur du propodite.

*E*¹ Le rostre dépasse nettement le 1^{er} article des pédoncules antennulaires et atteint parfois l'extrémité du 2^e; les pattes II n'atteignent pas, tant s'en faut, l'extrémité des écailles antennulaires. $\frac{2-9}{1-3}$ **C. Grandidieri** BOUV., 1904
 (Madagascar).

*E*² Le rostre dépasse peu le 1^{er} article des pédoncules antennulaires; les pattes II atteignent presque l'extrémité des écailles antennulaires. $\frac{0-5}{3-5}$
 **C. timorensis** DE MAN, 1893
 (Timor).

*B*² Les pattes II dépassent le bord libre de l'écaille antennaire.

*C*¹ Rostre horizontal, inerme en-dessous, dépassant à peine le 1^{er} article des pédoncules antennulaires $\frac{14}{0}$ **C. serrata** ST., 1860
 (Hong-Kong).

*C*² Rostre infléchi vers le bas, denté en-dessous, atteignant à peine l'extrémité du 1^{er} article des pédoncules antennulaires. $\frac{7-12}{2-3}$
 **C. parvirostris** DE MAN, 1892
 (Flores).

*A*³. Carpe des pattes antérieures plus large que long, celui des pattes de la 2^e paire plus court que la pince.

Le rostre atteint pour le moins le bout libre des écailles antennaire; il est dorsalement inerme sur le dernier tiers de sa longueur $\frac{11-14}{4-7}$
 **C. brevicarpalis** DE MAN, 1892
 (Célèbes).

Groupe 3 (de la *C. typa*).

*A*¹. La saillie latérale externe du 1^{er} article antennulaire se termine en pointe aiguë.

*B*¹ La partie ventrale de l'article basilaire des antennes, sur son bord antérieur, se prolonge en avant et devient libre sous la forme d'une épine ou d'un triangle à pointe aiguë; carpe des pattes I au plus 1 fois 1/2 aussi long que large, ordinairement très échancré en avant, les pinces de ces pattes articulées avec le carpe bien en avant de leur base.

*C*¹ Rostre relevé vers le haut et dépassant d'un tiers de sa longueur les pédoncules antennulaires; angle antéro-inférieur de la carapace spiniforme; épine antennulaire dépassant le 1^{er} article des antennules; carpe des pattes I plus large que long. $\frac{0}{1-2}$ **C. Pasadenae** KINGSLEY, 1896.

(Californie).

*C*² Le rostre n'est pas infléchi vers le haut; l'angle antéro-inférieur de la carapace est arrondi; épine antennulaire plus courte que le 1^{er} article des antennules; carpe des pattes I plus long que large.

*D*¹ Rostre un peu infléchi, se terminant entre la base du 2^e article et l'extrémité du 3^e article des pédoncules antennulaires; les pattes II n'atteignent pas l'extrémité des écailles antennaires et leurs doigts ne sont pas beaucoup plus longs que la portion palmaire; les doigts des pattes V égalent du 1/4 au 1/3 de la longueur du propodite. Œufs petits et nombreux. $\frac{0}{0-4}$ **C. typa** EDW., 1837.

(Région indo-pacifique).

*D*² Le rostre est très peu infléchi ou même se relève légèrement à sa pointe qui se termine au voisinage de l'extrémité distale du 1^{er} article antennulaire; les pattes II dépassent l'extrémité des écailles antennaires, leur carpe est allongé et leurs doigts légèrement baillants égalent 1 fois 1/2 la longueur de la portion palmaire; les doigts des pattes V atteignent au plus le 1/4 de la longueur du propodite. Œufs énormes et peu nombreux. $\frac{0}{0-3}$ **C. similis** BOUV., 1904.

(Seychelles).

*B*² La saillie ventrale des antennes est rudimentaire ou nulle (œufs probablement toujours très gros).

*C*¹ Une épine sus-antennaire sur le bord antérieur de la carapace; les pattes II n'atteignent pas l'extrémité des écailles antennaires; les doigts des pattes V ont du 1/4 au 1/3 de la longueur du propodite.

*D*¹ Rostre dépassant le 1^{er} article antennulaire, pouvant atteindre le milieu du 3^e, et un peu relevé au bout; carpe des pattes I très peu échancré, de 1 fois 1/2 à 3 fois aussi long que large. $\frac{0}{0-4}$
..... **C. madagascariensis** BOUV., 1904.

(Madagascar).

*D*² Rostre plat, peu infléchi, triangulaire, inerme et dépassant rarement un peu les pédoncules oculaires, d'ailleurs très faiblement caréné; carpe des pattes I échancré et au plus 1 fois 1/2 aussi long que large; œufs énormes et peu nombreux. $\frac{0}{0}$ **C. isaloensis** COURT., 1899.

(Madagascar).

*C*² Epine sus-antennaire rudimentaire ou nulle (rostre triangulaire et plus ou moins infléchi).

*D*¹ Le rostre atteint ou dépasse un peu le 1^{er} article antennulaire; les pattes II dépassent à peine le milieu des écailles antennaires et leurs doigts ne sont pas beaucoup plus longs que la portion palmaire; les doigts des pattes V ont au moins le 1/3 de la longueur du propodite. $\frac{0}{0-1}$ **C. edulis** BOUV., 1904.

(Madagascar).

D² Le rostre, à peine caréné, atteint au plus l'extrémité des pédoncules oculaires ; les pattes II dépassent largement les écailles antennaires et leurs doigts sont presque 2 fois aussi longs que la portion palmaire ; doigts des pattes V ayant au plus le 1/4 de la longueur du propodite.

$\frac{0}{0}$ **C. brevirostris** Str., 1860.

(Loo-Choo, Seychelles).

A². La saillie latérale externe du 1^{er} article antennulaire est largement obtuse (rostre infléchi, plus court que les pédoncules oculaires, pas d'épine sur le bord antérieur de la carapace ni à la base des antennes, pattes antérieures à doigts presque aussi longs que le carpe ; gros œufs).

B¹ Sur la face dorsale du rostre une carène qui sépare deux dépressions.

$\frac{0}{0}$ **C. singhalensis** ORTM., 1894.

(Ceylan).

B² Pas de carène sur la face dorsale du rostre. $\frac{0}{0}$

..... **C. atyoides** NOBILI, 1900.
(Mentawai).

A la suite de ce tableau, je crois utile de mentionner les observations suivantes relatives à quelques espèces des collections du Muséum de Paris.

1^o *C. nilotica* ROUX. — Comme l'observe justement M. DE MAN (1892, 395) on n'a pas jusqu'ici donné la preuve que cette espèce est identique à la *C. longirostris* EDW. Cette identification est actuellement adoptée par tous les zoologistes, et je ne fais aucun effort pour l'admettre ⁽¹⁾, mais j'aurais voulu l'étayer de quelques observations nouvelles en comparant les types de la *C. longirostris* avec des Caridines du Nil. Malheureusement le Muséum ne possède aucune de ces dernières.

Les exemplaires *types* de MILNE-EDWARDS sont nombreux et remarquablement conservés ; ils furent recueillis, comme on sait, dans la rivière de la Macta, près d'Oran. Comment se fait-il que l'espèce n'ait pas été retrouvée en Algérie (sauf peut-être SHARP ?) depuis l'époque très éloignée (1837) où MILNE-EDWARDS l'a décrite ? On a vu plus haut que les prétendues *C. longirostris* décrites et figurées par LUCAS ne sont autres que des *Atyaephyra Demaresti* très normales, de sorte que la très curieuse espèce semble avoir dis-

(1) J'observerai pourtant que les exemplaires décrits par MILNE-EDWARDS sous le nom de *C. longirostris* furent recueillis par ROUX, qui, quatre années auparavant, avait décrit pour la première fois la *C. nilotica*.

paru de son pays d'origine. On ne saurait trop engager les naturalistes algériens à rechercher cette Caridine, en fût-ce que pour en fixer l'habitat et déterminer la limite de ses variations. Les exemplaires *types*, quoique nombreux, sont remarquablement uniformes, et tous à très peu près semblables à ceux dont M. DE MAN a donné la description (1892, 396, fig. 29).

2^o *Caridina Wycki* HICKSON. — Tous les auteurs sont d'accord pour reconnaître que cette espèce diffère très peu de la *C. nilotica* dont elle n'est, sans doute, qu'une simple modification propre aux régions australes et orientales. La principale différence, comme l'a montré M. DE MAN, réside dans le carpe des pattes antérieures, qui est une fois et demie aussi long que large dans la *C. nilotica* et plus de deux fois aussi long que large dans la *C. Wycki*. Cette différence paraît très constante ; pourtant le Muséum de Dundee a envoyé au Muséum de Paris trois *C. Wycki*, des Célèbes, où le carpe n'est pas sensiblement plus long que celui de la *C. nilotica* ; et ces spécimens sont du pays d'origine de la *C. Wycki*, peut-être même des co-types de l'espèce !

Répandue à travers un immense espace, depuis l'Afrique australe jusqu'en Nouvelle-Calédonie et aux Célèbes, l'espèce présente deux variétés en dehors de la forme type. Cette dernière se retrouve en Nouvelle-Calédonie aussi bien qu'aux îles indo-malaises, mais elle devient rare dans l'ouest de la région australe (Afrique) où elle est représentée surtout par la var. *paucipara* DE MAN ; dans la région indo-malaise, au contraire, on voit coexister la forme type et une variété très répandue que M. DE MAN a nommée *gracilipes*.

La var. *paucipara* se distingue essentiellement de la var. *gracilipes* par les grandes dimensions et le petit nombre de ses œufs. Elle fut établie par M. DE MAN (1898, 168) pour des exemplaires recueillis au Natal par M. le Professeur MAX WEBER, soit isolément dans plusieurs rivières de la région (riv. Umhloti, riv. Umhlasine) soit avec des exemplaires de la forme type (riv. Umbilo) ; dans ces exemplaires, les œufs mesuraient $\frac{950 \mu}{550 \mu - 580 \mu}$, tandis qu'ils n'ont pas plus de $\frac{400 \mu}{200 \mu}$ dans la forme type. Je n'ai pas été médiocrement surpris de retrouver la même variété à Madagascar et à l'île Maurice, sans aucun mélange avec la forme type et (autant qu'on en peut juger quand les œufs n'existent pas) avec la var. *gracilipes*. Il y a

quelques variations, plutôt individuelles que locales, dans le volume des œufs chez les spécimens malgaches : les plus gros mesurent $\frac{900 \mu}{500 \mu}$, les plus petits $\frac{650 \mu}{500 \mu}$. Cela rappelle quelque peu le *Palaemonetes varians*, mais avec cette différence capitale que la variation volumétrique ne dépend aucunement de la nature du milieu. En somme, la var. *paucipara* me paraît être surtout une très curieuse variété géographique, vraisemblablement issue de la forme type qui est encore représentée dans l'Afrique australe, ainsi qu'il résulte des recherches de M. DE MAN (1898, 168). Ce dernier auteur n'a pas observé de passages entre l'espèce type et la variété qui nous occupe ; pourtant ces passages existent, ainsi que j'ai pu le constater en étudiant les exemplaires recueillis à Madagascar par divers voyageurs, dans le lac Victoria Nyanza par M. ALLUAUD et dans le Haut Nil, à Doufilé, par la mission DU BOURG DE BOZAS (M. BRUMPT, coll.). Comme on l'a vu plus haut, les dimensions des œufs, dans les exemplaires malgaches, varient entre $\frac{900 \mu}{500 \mu}$ et $\frac{650 \mu}{500 \mu}$; d'ailleurs elles oscillent entre $\frac{700 \mu}{450 \mu}$ et $\frac{550 \mu}{370 \mu}$ (ce dernier chiffre plus fréquent) dans les spécimens du lac Victoria, et entre $\frac{700 \mu}{460 \mu}$ et $\frac{650 \mu}{400 \mu}$ dans ceux du Haut Nil. D'après M. DE MAN, les œufs de la *C. Wycki* var. *paucipara* mesurent $\frac{950 \mu}{550 \mu - 580 \mu}$ dans les spécimens de l'Afrique australe, tandis que ceux de l'espèce type ne dépassent pas $\frac{400 \mu}{200 \mu - 230 \mu}$, ce qui représente très sensiblement les dimensions de l'œuf dans la *C. longirostris* (*C. nilotica*). Il est probable qu'on trouvera d'autres passages entre les deux formes ; j'ajoute qu'on observe les mêmes transitions dans le nombre des spinules qui se développent sur les doigts des pattes ambulatoires.

3° *C. Simoni* Bouv. (fig. 4). — Cette espèce ressemble à la *C. Wycki* var. *gracilipes* par l'ensemble de ses caractères ; elle en diffère toutefois par certaines modifications de structure remarquablement constantes. Son rostre (*a*) plus fort ne dépasse jamais beaucoup les pédoncules antennulaires ; dépourvu de dent subapicale, il est complètement inerme dans sa partie terminale aussi bien en dessus ($1/3$ environ de sa longueur) qu'en dessous (sur $1/4$ environ de sa longueur). Les pattes préhensibles sont robustes et celles de la 2^e paire (*b*²) atteignent au plus le milieu de l'écaille anten-

naire ; le carpe des pattes précédentes (b^1) est presque toujours deux fois aussi long que large. Par tous leurs caractères, les autres pattes rappellent absolument la *C. Wycki* var. *gracilipes*. Longueur

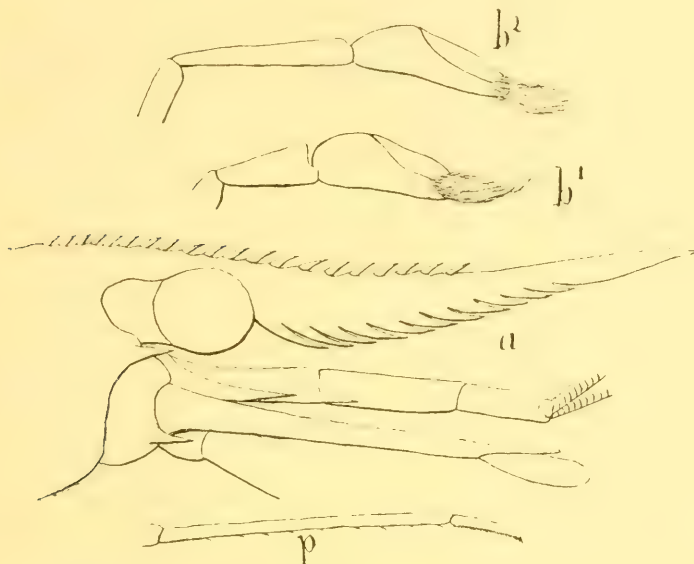


FIG. 4. — *Caridina Simoni* BOUV. ; p, patte postérieure.

moyenne, 25 mm. Cette espèce est dédiée à mon savant ami M. EUGÈNE SIMON, qui l'a recueillie à Ceylan (Kandee) et offerte au Muséum.

4° *C. togoensis* var. *Decorsei* BOUV. (fig. 5). — Cette variété se distingue de l'espèce type par ses dents rostrales plus nombreuses (formule $\frac{3 + 17 - 3 + 24}{6 - 9}$ au lieu de $\frac{2 \text{ ou } 3 + 15}{6}$) et par son apex rostral qui est complètement inerme en dessus et en dessous, plus nettement encore que dans la *C. laevis*. Au reste, cette variété semble tenir à la fois de la *C. laevis* et de la *C. Wycki* var. *paucipara*, mais ses œufs ont des dimensions plus grandes ($\frac{1 \text{ mm. } 4}{0 \text{ mm. } 6}$) que dans ces deux dernières formes et d'ailleurs on n'observe pas, dans l'apex rostral le denticule supérieur caractéristique de la *C. Wycki*. L'espèce type présente également de très gros œufs ; elle se trouve au Togoland, tandis que la variété nous est connue depuis la région

Chari-Tchad (D^r DECORSE, CHEVALIER), jusqu'à Mpoko dans le Congo français (M. DYBOWSKI).

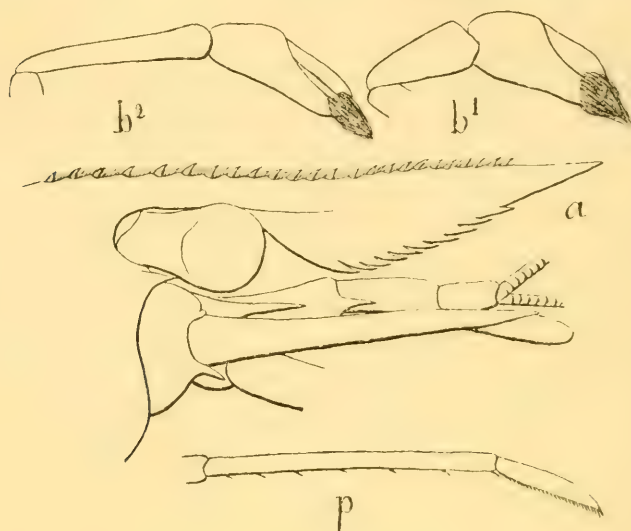


FIG. 5. — *Caridina togoensis* var. *Decorsei* Bouv.

5° *Caridina fossarum* HELLER et *C. syriaca* BOUV. (fig. 6). — Les spécimens que je rapporte à ces deux espèces ont été capturés par

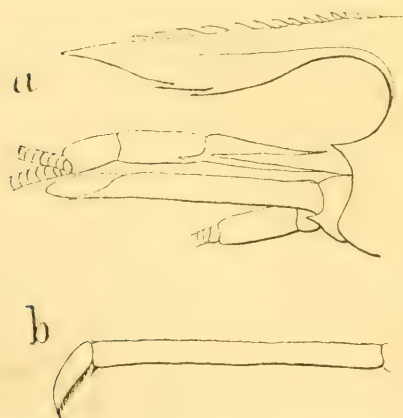


FIG. 6. — *Caridina syriaca* Bouv.

LETOURNEUX, en Syrie ; en assez mauvais état, car ils avaient dû préalablement souffrir d'une dessiccation accidentelle, ils se trouvaient réunis dans l'alcool d'un même bocal, avec des abdomens et des thorax incomplets appartenant à l'une ou l'autre forme. Je cite ce détail pour les raisons suivantes : les deux exemplaires de la *C. syriaca* étaient dépourvus d'œufs, mais l'un des spécimens

rapportés à la *C. fossarum* portait des œufs de grande taille, aussi

gros, à très peu près, que ceux de la *C. Wycki* var. *paucipara*; comme certains abdomens détachés se trouvaient également chargés d'œufs de grande taille, on est en droit de se demander s'ils appartiennent tous à la *C. fossarum* ou si quelques-uns proviennent de la *C. syriaca*. Je considère cette dernière hypothèse comme la plus probable, mais il va sans dire qu'elle aura besoin d'être vérifiée.

Au surplus, la *C. syriaca* se rapproche beaucoup de la *C. africana* KINGSLEY qui habite l'Afrique australe; elle s'en distingue surtout par son rostre qui est inerme en dessus dans un peu moins du quart terminal, et par le petit nombre de ses dents inférieures qui sont situées vers le milieu de la carène ventrale. Sa formule denticulaire est $\frac{0 + 16}{2}$ au lieu de $\frac{2 + 8 - 2 + 13}{4 - 12}$.

6° *Caridina Weberi* var. *sumatrensis* DE MAN. — Cette variété habite normalement Sumatra où elle a été signalée par M. DE MAN (1892, 375) et par M. NOBILI (1900, 4); elle est représentée au Muséum par quelques exemplaires recueillis en Cochinchine et au Siam (M. HARMAND), et par d'autres bien plus nombreux provenant des environs de Bombay (ROUX). Ces derniers n'ont pas d'œufs, mais les premiers en possèdent, dont les dimensions varient entre $\frac{420 \mu}{230 \mu}$ et $\frac{500 \mu}{330 \mu}$. M. DE MAN n'indique pas le diamètre des œufs dans la variété qu'il a établie, mais comme il se borne à comparer cette dernière avec l'espèce type, on peut croire que les œufs sont identiques dans les deux formes et par conséquent ne dépassent guère 300 μ . Ainsi les représentants continentaux de la variété se distingueraient des spécimens insulaires par les dimensions plus grandes de leurs œufs; ils diffèrent en outre de ces derniers par le nombre moins grand de leurs denticules rostraux post-orbitaires (2 ou 3 au lieu de 5) et par la région palmaire plus allongée de leurs pinces postérieures. A ces derniers points de vue, les représentants continentaux de la variété se rapprochent quelque peu de la *C. pareparensis*.

7° *Caridina Davidi* BOUV. (fig. 7). — Espèce dédiée au regretté abbé DAVID, qui l'a découverte à Inkiafou, dans le Chensi méridional et aux environs de Pékin. Elle se distingue essentiellement de la *C. serrata* STIMPSON par ses pattes plus trapues et plus courtes et par son rostre (a) notablement plus allongé. Ce dernier est

toujours fortement infléchi vers le bas, plus long que le 1^{er} article des pédoncules antennulaires dont il dépasse aussi ordinairement

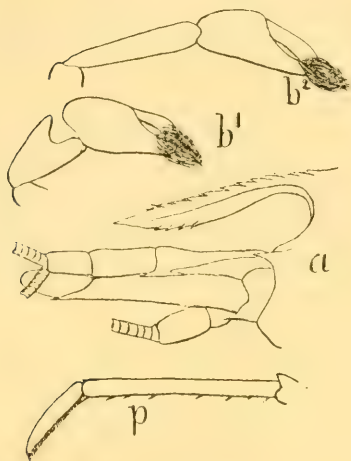


FIG. 7. — *Caridina Davidi* Bouv.

le second article; il porte en dessus le plus souvent 8 ou 9 denticules, rarement 11, 12 ou 13. Les pattes de la 2^e paire (b^2) ne dépassent pas l'écaille antennaire; comme celles de la paire précédente (b^1), elles se distinguent par leurs pinces dont les doigts sont à peu près aussi longs que la portion palmaire; les pattes des trois paires suivantes sont trapues et celles de la paire postérieure (p) remarquables par la longueur de leur doigt qui égale presque la moitié de la longueur du propodite.

L'espèce est également très

voisine de la *C. pareparensis* dont elle se distingue par son rostre plus long et muni d'une carène ventrale bien développée en forme de lame, par les très fins denticules ordinairement situés sur cette carène, et par le carpe des pattes antérieures qui est très échancré en avant. On sait que la *C. pareparensis* porte des œufs de grande taille; il en est de même dans la *C. Davidi*; les œufs de cette espèce mesurent en moyenne $\frac{1070 \mu}{650 \mu}$.

8° *Caridina angulata* Bouv. (fig. 8). — Le rostre (a) de cette espèce dépasse un peu la base du dernier article antennulaire; il est fortement caréné du côté dorsal et du côté ventral, légèrement infléchi vers le haut, d'ailleurs muni de denticules immobiles sur ses deux carènes; ces denticules répondent à la formule $\frac{1+13}{8}$; l'épine sus-antennaire et celle de la base des antennes sont fortes, mais la saillie qui termine en avant le premier article des antennes est obtuse. Cette saillie dépasse un peu les yeux; le dernier article des pédoncules antennulaires égale presque en longueur le précédent. Les pinces de la paire antérieure (b^1) sont articulées sur le carpe bien en avant de leur base; elles se distinguent en outre

par la longueur de leur doigt qui est à peu près aussi développé que la portion palmaire ; le carpe des mêmes pattes est fort large, profondément échancré en avant sous la forme d'un angle dont le côté articulaire présente une longueur remarquable. Les pattes de

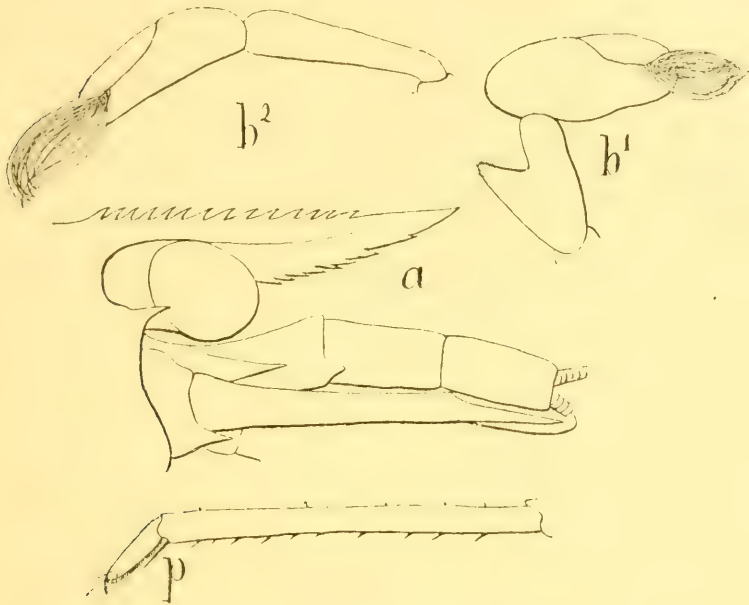


FIG. 8. — *Caridina angulata* Bouv.

la paire suivante (b^2) n'atteignent pas l'extrémité des pédoncules antennulaires ; leur pince est un peu plus courte que le carpe et leurs doigts sont un peu plus longs que la portion palmaire. Les pattes de la paire postérieure (p) se font remarquer par le faible développement de leur doigt qui égale au plus le quart du propodite, et par la longueur de la spinule qui termine ce dernier article, la pointe de cette spinule se trouve sensiblement vers le milieu du doigt. — Un exemplaire recueilli par M. CH. ALLUAUD dans la rivière Ranofotsy, près de Fianarantsoa. Longueur de la pointe du rostre à l'extrémité du telson, 30 mill. Se distingue de la *C. Richtersi* et de la *C. apiocheles* par la forme et par l'armature du rostre, par le carpe des pattes antérieures et par l'armature des antennules ; de la *C. Davidi* par beaucoup de ces caractères et par la faible longueur des doigts postérieurs.

9° *Caridina Richtersi* THALLW. — Cette espèce se rapproche évidemment beaucoup de la *C. pareparensis*, mais elle s'en distingue : 1° par son rostre qui est plus long, moins infléchi vers le bas, et souvent même quelque peu relevé à sa pointe qui est toujours inerme sur une notable étendue ; 2° par la direction presque rectiligne de sa carène ventrale qui est à peine indiquée, le plus souvent inerme, rarement munie d'un ou deux denticules ; 3° par le carpe plus échancré de ses pattes antérieures ; 4° par la longueur des pattes de la paire suivante qui atteignent presque l'extrémité des pédoncules antennulaires ; 5° enfin et surtout par le doigt notablement plus court des pattes postérieures. Les œufs sont énormes et peu nombreux ; ils mesurent, à quelques variations près, $\frac{1150 \mu}{650 \mu}$. Taille moyenne des adultes : 25 millimètres. Cette espèce est remarquablement constante ainsi que j'ai pu m'en convaincre en étudiant les nombreux spécimens rapportés au Muséum par M. BORDAS, et quelques-uns recueillis par M. ALLUAUD. On ne la trouve pas en dehors de l'île Maurice.

10° *Caridina apiocheles* BOUV. (voir fig. 3, p. 69). — Cette espèce produit de très gros œufs ; elle est fort voisine de la *C. Richtersi* dont elle se distingue par son rostre moins allongé, par sa carène ventrale un peu plus saillante et armée quelquefois de 1 à 3 denticules dans sa région antérieure, par la réduction des doigts de ses pattes de la dernière paire (environ $\frac{1}{4}$ de la longueur du propodite). Les pinces antérieures (b^1) sont très caractéristiques : elles ont la forme d'une poire (d'où le nom d'*apiocheles*) et se font remarquer par la faible longueur de leur doigt qui est plus court que la portion palmaire. D'ailleurs l'espèce est sujette à des variations notables, dont on aura une idée par les figures ci-jointes (fig. 3) qui en représentent les deux extrêmes ; dans certains cas, le rostre est denticulé jusqu'au bout et ses denticules antérieurs ne paraissent pas articulés ; parfois aussi l'article terminal des pattes-mâchoires externes est à peine aussi long que le propodite.

Les 11 exemplaires qui représentent cette espèce se trouvaient mêlés aux types de la *C. typa* et proviennent vraisemblablement des Seychelles. L'un d'eux se distingue par la structure de ses pattes de la 2° paire (b'^2) qui ressemblent à celles de la première (b^1) par leur forme et, à un degré moindre, par la réduction de leur carpe. En fait cet exemplaire pourrait être rangé dans le genre *Ortmannia*

si tous ses autres caractères ne montraient manifestement qu'il appartient à l'espèce qui nous occupe ; il est le résultat d'une mutation évolutive dont on trouvera sans doute d'autres représentants et que je désignerai sous le nom d'*Edwardsi*. Cette mutation ortmannienne doit se produire brusquement, car les pattes de la seconde paire sont très normales dans tous les autres représentants de l'espèce.

11° *Caridina Grandidieri* BOUV. (fig. 9). — Cette espèce a été trouvée par M. GUILLAUME GRANDIDIER, le 9 août 1898, dans la rivière Fandiamanana, à Madagascar. Très voisine de la *C. timorensis* DE MAX, elle s'en distingue par son rostre plus long et légé-



FIG. 9. — *Caridina Grandidieri* BOUV.

rement infléchi vers le haut dans sa partie terminale longuement inerme, par ses dents rostrales inférieures moins nombreuses, et par la longueur sensiblement plus réduite de toutes ses pattes. La formule rostrale commune est $\frac{6}{1}$, plus rarement $\frac{7}{1}$, $\frac{8}{1}$, $\frac{9}{1}$, $\frac{8}{2}$, $\frac{5}{3}$, $\frac{2}{1}$; dans la *C. timorensis*, au contraire, les dents dorsales sont normalement plus nombreuses que les dents ventrales. D'un autre côté, les pattes antérieures ne s'étendent pas tout à fait jusqu'à l'extrémité des pédoncules antennaires et les pattes de la 2^e paire jusqu'à l'extrémité de l'écaille ; dans ces dernières, d'ailleurs, les pinces sont sensiblement plus courtes que le carpe. A part ces différences les autres caractères des appendices sont ceux de la *C. timorensis*. Tous les exemplaires manquent d'œufs ; mais on sait que dans

le *C. timorensis* ces derniers sont très gros ($\frac{1200 \mu}{600 \mu}$ d'après M. DE MAN).

12° *Caridina typa* EDW. — M. DE MAN et M. ORTMANN ont justement identifié avec cette espèce la *C. exilirostris* ST. et la *C. siamensis* GIEBEL. Les quatre exemplaires *types* de l'espèce existent encore au Muséum, où ils se trouvaient mêlés aux spécimens de *C. apiocheles* que j'ai signalés plus haut. Leurs caractères sont les suivants : 1° rostre infléchi dans sa moitié antérieure, qui se termine vers le milieu du second article antennulaire, plus souvent dans la seconde moitié de cet article que dans la première ; 2° carène dorsale et carène ventrale en lames très saillantes, 2 ou 3 denticules sur cette dernière ; 3° épine antennulaire très aiguë, plus courte que l'article correspondant du pédoncule ; épine sous-antennaire très développée ; 4° pattes-mâchoires antérieures atteignant sensiblement l'extrémité des pédoncules antennulaires, laquelle est un peu en retrait sur l'extrémité des écailles antennaires ; 5° pattes de la seconde paire arrivant presque au même niveau que les pattes-mâchoires, leur carpe notablement plus long que la pince, dans laquelle les doigts sont plus longs que la portion palmaire ; 6° pattes antérieures n'atteignant pas l'extrémité des précédentes ; leur carpe, largement échancré en arc de cercle, n'est pas beaucoup plus long que large, et les doigts de leur pince largement oviforme sont un peu plus courts que la portion palmaire ; 7° doigt des pattes postérieures n'ayant guère plus du quart de la longueur du propodite. Ces exemplaires proviennent sans doute des Seychelles ; ils n'ont pas d'œufs, mais ces derniers sont de petite taille ($\frac{470 \mu}{270 \mu}$) dans plusieurs femelles très normales que M. ALLUAUD a rapportées de Mahé, dans les Seychelles. Les variations que j'ai constatées dans le volume des œufs sont les suivantes : exemplaires de la baie d'Antongil à Madagascar $\frac{400 \mu}{270 \mu}$ (MOCQUERYS, don de M. CHEVREUX), île de Saloyer $\frac{480 \mu}{270 \mu}$ (MAX WEBER, don de M. DE MAN) ; îles Mariannes $\frac{450 \mu}{300 \mu}$ (M. MARCHE). Des exemplaires, à court rostre presque toujours inerme, ont été recueillis à Poulo-Condor par M. GERMAIN (coll. du Muséum).

13° *Caridina similis* BOUV. (fig. 10). — Voici une espèce qui montre, mieux que toute autre, combien il faut se mettre en garde

contre les ressemblances apparentes dans le genre qui nous occupe. Au premier coup d'œil, la *C. similis* ressemble aux exemplaires de *C. typa* à court rostre, et l'on serait tenté de lui donner place au voisinage de ceux-ci. Mais un examen plus attentif ne tarde pas à

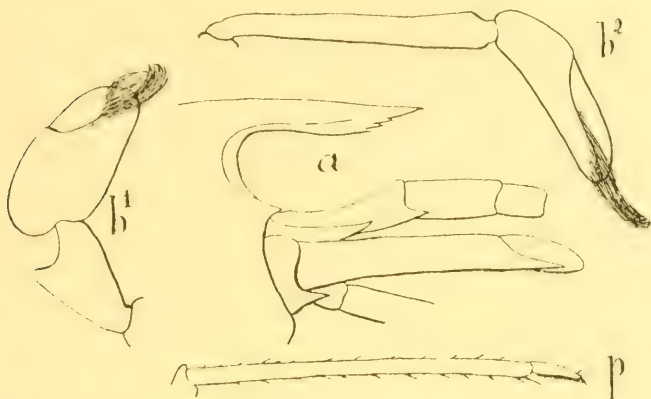


FIG. 10. — *Caridina similis* BOUV.

faire disparaître cette impression du début. D'abord le rostre s'infléchit moins que dans la *C. typa* et même se relève (*a*) très légèrement vers le bout, il se termine toujours vers la base du 2^e article antennulaire, et présente plus rarement 1 denticule, parfois 2 ou 3, sur sa carène inférieure-peu saillante; les pinces des pattes antérieures (*b¹*) sont plus oviformes que celles de la *C. typa* et leurs doigts plus courts; par contre les pattes suivantes (*b²*) sont bien plus longues, dépassent les écailles antennaires, se font remarquer par la longueur de leurs doigts (qui sont écartés et égalent au moins une fois et demie la longueur de la portion palmaire) et par la gracilité de leur carpe; les pattes postérieures (*p*) se terminent par un doigt remarquablement court ($\frac{1}{5}$ à $\frac{1}{4}$ de la longueur du propodite); la saillie de la base des antennes forme un triangle aigu plutôt qu'une épine; enfin les œufs sont peu nombreux et ne mesurent pas moins de $\frac{1150 \mu}{670 \mu}$. Ainsi, en dépit des apparences, la *C. similis* est extrêmement distincte de la *C. typa*. Elle fut découverte à Mahé, îles Seychelles, par M. ALLUAUD.

14^e *Caridina madagascariensis* BOUV. (fig. 11). — Voici les caractères propres de cette espèce: épine antennulaire bien déve-

loppée; épine sous-antennaire absente; rostre triangulaire à la base, assez brusquement rétréci en avant où il se relève très sensiblement et se termine entre l'extrémité du 1^{er} article antennulaire et le milieu du

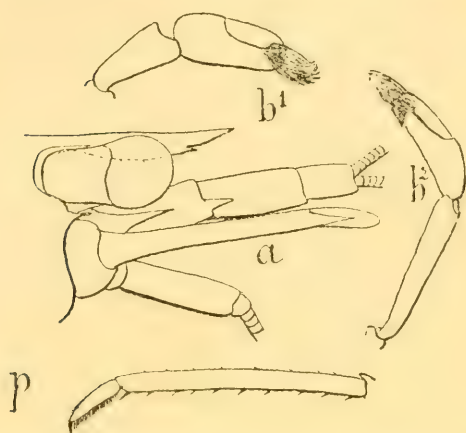


FIG. 11. — *Caridina madagascariensis* BOUV.

laire et le milieu du 3^e; carène dorsale peu élevée, carène ventrale assez saillante en avant où elle présente presque toujours quelques denticules (*a*); pattes antérieures (*b*¹) à carpe très peu excavé en avant et d'ailleurs assez variable, 1 fois 1/2 à 2 fois 1/2 aussi long que large; doigts des pinces légèrement plus courts que la

portion palmaire, qui est subquadrangulaire, peu épaisse et articulée presque à sa base sur le carpe; pattes de la paire suivante (*b*²) n'atteignant pas le sommet de l'écaïlle antennaire, à doigts légèrement plus longs que la portion palmaire; doigts des trois paires suivantes très courts, ceux de la 5^e paire (*p*) mesurant 1/4 environ de la longueur du propodite.

Longueur maximum 25 mm.

Cette espèce a été capturée par M. GUILLAUME GRANDIER à Madagascar, dans la rivière Fandramanona; on ne connaît pas ses œufs.

15^e *Caridina isaloensis* H. COUTIÈRE (fig. 12). —

Cette espèce se distingue de la *C. typa*: 1^o par son

rostre triangulaire, inerme, très peu caréné sur ses deux faces, et d'une brièveté telle qu'il atteint rarement l'extrémité des pédoncles oculaires; 2^o par la réduction de l'épine qui occupe le bord

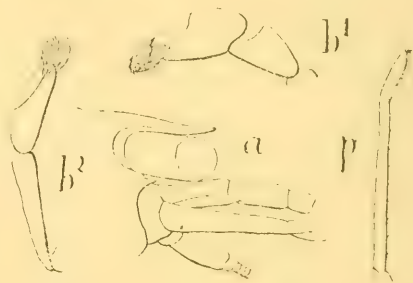


FIG. 12. — *Caridina isaloensis* COUT.

antérieur de la carapace au-dessus de la région antennaire et par l'atrophie complète de l'épine basilaire des antennes; 3° par la structure du carpe des pattes antérieures qui est aussi court mais beaucoup moins échancré; 4° enfin par le volume des œufs qui sont énormes et mesurent en moyenne $\frac{1150 \mu}{700 \mu}$. M. COUTIÈRE (1899) considère cette espèce comme une simple variété de la *C. typa*, mais il n'en a guère étudié que le rostre, qui est d'ailleurs fort différent de celui de la Caridine type. J'ajoute que cette dernière espèce compte parmi les plus grandes *Caridina* (elle peut dépasser 35 mm.), tandis que la forme qui nous occupe est toujours fort petite, sa taille maximum ne dépassant guère 15 à 18 mm. Madagascar.

16° *Caridina edulis* BOUV. (fig. 13). — Cette espèce se rapproche de la *C. madagascariensis*, mais elle présente quelques caractères propres qui lui donnent un facies spécial. Son rostre (*a*), par

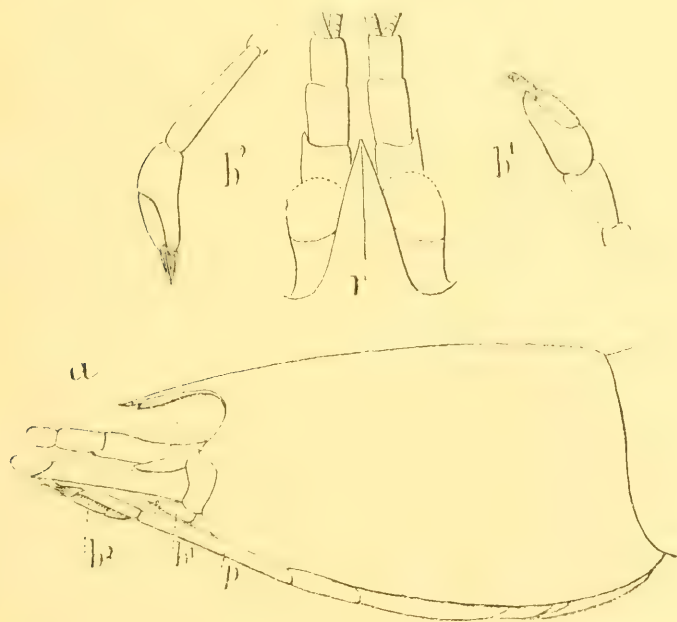


FIG. 13. — *Caridina edulis* BOUV.

exemple, est toujours franchement triangulaire, aigu, aussi long ou légèrement plus long que le 1^{er} article des pédoncules antennulaires,

muni en dessus d'une légère saillie carénale que limitent de chaque côté des dépressions assez profondes, en dessous d'une carène plus faible encore et presque toujours inerme ; l'épine sus-antennaire du bord antérieur de la carapace est rudimentaire ou nulle, les pattes de la 2^e paire (b^2) atteignent à peine le milieu de l'écaille antennaire, les doigts des pattes suivantes sont très développés, surtout ceux de la 5^e paire (p) qui mesurent près de la moitié de la longueur du propodite.

Des milliers d'exemplaires de cette espèce ont été rapportés au Muséum par le D^r CATAT qui les avait certainement achetés sur le marché, car ils sont cuits et visiblement préparés pour la vente. L'espèce est certainement grégaire, car tous ces spécimens, sans exception, appartiennent à la même espèce, encore que l'on y trouve mêlés quelques Coryzes ou des larves de Libellules. Sur un seul abdomen se trouvaient des œufs, d'ailleurs très gros ; cet abdomen était séparé du thorax, ce qui en rend l'identification impossible, mais d'après ce qui précède, on doit croire qu'il appartenait presque certainement à notre espèce.

J'ai donné à cette Crevette le nom de *Caridina edulis*, parce qu'elle est certainement un objet de consommation à Madagascar. Au reste, toutes les Caridines, et à vrai dire toute la gent des eaux douces, semblent servir d'aliments aux naturels de la grande île. Pour s'en convaincre, il suffit de lire le chapitre « ethnographie » de M. GUILLAUME GRANDIDIER, dans le curieux et bel ouvrage intitulé : *Madagascar au début du XX^e siècle*. « Les Merina..., rapporte M. GRANDIDIER (p. 262) mangent souvent avec leur riz soit des, soit des *laokandrano* ou animaux aquatiques, qu'ils draguent dans les mares et les ruisseaux, et qui consistent en une masse grouillante et peu appétissante de petites Crevettes, d'Insectes d'eau, de larves de Libellules, de têtards, etc. ». Il est impossible d'être plus exact, mais il convient d'ajouter que ce sont les Crevettes qui constituent le fond de cette nourriture. On a vu plus haut que la *C. Wycki* var. *paucipara* DE MAN, se vend aussi sur le marché malgache et vit à l'état grégaire ; dans un panier remis au Musée ethnographique, plusieurs centaines d'individus de cette forme se trouvaient réunis pour la vente, sans trace de mélange avec une autre espèce.

17^e *Caridina brevirostris* STIMP. — J'ai attribué à la *C. brevirostris* ST. huit exemplaires d'une autre Caridine recueillie aux îles

Seychelles par M. ALLUAUD. Ils répondent tout à fait à la description donnée par STIMPSON, encore que celle-ci ne mentionne point leur principal caractère, à savoir la longueur des pattes de la 2^e paire qui sont encore plus longues que dans la *C. similis*. Peut-être l'espèce de STIMPSON était-elle autre ? on sait qu'elle fut recueillie à Loo-Choo.

Quoi qu'il en soit, la *C. brevirostris*, telle que je la considère ici, se rattache évidemment à la *C. similis* dont elle ne diffère que par des caractères qui subissent dans le genre une évolution progressive : brièveté du rostre qui est triangulaire, inerme, infléchi et très analogue à celui de la *C. isaloensis*, atrophie complète de l'épine sus-antennaire de la carapace et de la pointe sous-antennaire. Le carpe des pattes postérieures est remarquablement long et grêle, et les doigts de ces pattes sont encore plus allongés que ceux de la *C. similis*. Les exemplaires recueillis par M. ALLUAUD ne sont pas ovifères.

Espèces douteuses du genre *Caridina*. — Les espèces suivantes sont insuffisamment connues et doivent être considérées comme douteuses :

1^o *C. acuminata* STIMPSON 1860, des îles Bonin ; d'après M. DE MAN serait une variété de la *C. typa*, mais doit également, il me semble, se rapprocher beaucoup de la *C. brevirostris* et de la *C. isaloensis*.

2^o *C. curvirostris* HELLER 1862, d'Auckland ; regardée par M. DE MAN comme très voisine de la *C. grandirostris* et de la *C. nilotica*.

3^o *C. denticulata* de HAAN 1849, du Japon ; d'après M. DE MAN est identique à la *C. laevis*, ou très voisine de cette espèce.

4^o *C. leucosticta* STIMPSON 1860, de Simoda ; est sans doute fort voisine de la *C. Wycki* encore que son rostre soit droit du côté dorsal. D'après M^{lre} RATHBUN (1902, 50) il y aurait identité entre les deux espèces.

5^o *C. Spence Batei* DE MAN 1892, des îles du Cap Vert ; espèce signalée par SPENCE BATE, dans la publication du « Challenger », sous le nom de *C. typus* ; M. DE MAN en fait une espèce nouvelle à cause de ses pattes antérieures qui dépassent les pattes-mâchoires externes.

6° *C. spathulirostris* RICHTERS 1880, de l'île Maurice; caractérisée par son rostre spatuliforme et assez court.

J'ajouterai que M. DOFLEIN (1902, 632) a décrit et figuré, sous le nom de *C. denticulata*, des exemplaires qui ne se rapportent peut-être pas à cette dernière espèce et qui proviennent de Pékin; pour être fixé, il faudrait connaître la longueur des doigts des pattes postérieures dans ces spécimens. M^{lle} RATHBUN (1982, 50) signale la *C. denticulata* en Corée.

Limnocaridina W.-T. CALMAN 1899.

Le genre *Limnocaridina* ne comprend jusqu'ici qu'une seule espèce, la *L. Tanganyikae*, recueillie par M. J.-E.-S. MORE dans le lac Tanganyika. Il a été caractérisé par M. CALMAN de la manière suivante (1899, 704) :

« Rostre long, comprimé, denté en scie. Carapace avec une épine hépatique. Péréiopodes dépourvus d'exopodites. Article carpien des péréiopodes antérieurs légèrement excavé dans sa partie distale, celui de la paire suivante non excavé. Les épipodites font défaut sur tous les appendices thoraciques. De chaque côté, quatre branchies qui correspondent aux quatre premières paires de péréiopodes ».

M. CALMAN fait suivre cette diagnose d'un certain nombre d'observations fort justes qui méritent d'être relevées : « Si l'on compare la nouvelle forme, dit-il, avec les autres genres d'*Atyidae*..... elle diffère de *Xiphocaris*, *Troglocaris* et *Atyaephyra* par l'absence d'exopodites sur tous les péréiopodes. Elle diffère d'*Atya* et d'*Atyoida* (*Ortmannia*) par ce fait que le carpe des seconds péréiopodes n'est pas distalement excavé. D'ailleurs elle ressemble à la majorité des espèces de *Caridina* par son rostre comprimé et denté en scie, rostre qui, cependant, est beaucoup plus long que dans toute autre espèce, sauf la *C. gracilirostris*. Elle semble différer de toutes les Caridines, excepté de *C. singhalensis* ORTM. et de *C. brevirostris* STIMPS. par l'absence d'une épine antennaire distincte sur le front de la carapace; d'ailleurs elle se distingue de toutes les espèces de *Caridina* et, je pense, de tous les autres *Atyidae*, par la présence d'une épine hépatique.... Le caractère le plus frappant et le plus important, au surplus, est la réduction du système branchial ».

Je n'ai rien à ajouter aux observations précédentes, sinon qu'il est difficile de fixer exactement les relations génétiques du genre *Limnocaridina*. Etant données ses pattes de la seconde paire, dont le carpe n'est pas du tout échancré en avant, il semble bien que ce genre ne dérive ni des *Troglocaris*, ni des *Atyaephyra*, mais sa formule appendiculaire des plus réduites permet de le rattacher aux *Xiphocaris*, aux *Syncaris* ou aux *Caridina*. A cause de l'atrophie complète des exopodites des périopodes, il y a pourtant quelques raisons de croire qu'il est plutôt issu des Caridines à très long rostre, dont il diffère d'ailleurs par une formation nouvelle très singulière, l'épine hépatique, qui apparaît également chez beaucoup d'Eucyphotes à évolution avancée (*Palaeomonella*, *Brachycarpus*, *Bythinis*).

La *L. tanganyikae* se distingue des autres représentants de la famille par les poils moins étroitement groupés de ses pinces, par les faibles dimensions des deux lobes internes de ses mâchoires antérieures, par une réduction non moins grande du lobe moyen de l'endognathe des mâchoires suivantes, et par la profonde échancrure que présente en son milieu le doigt des pattes-mâchoires postérieures. La moitié proximale du bord supérieur du rostre est inerme, tandis que le bord inférieur est denticulé jusqu'au bout. La formule rostrale est la suivante : $\frac{2 - 3 + 10 - 12}{10 - 20}$. D'après M. CALMAN, la longueur totale d'un grand spécimen femelle est de 23 mm. et les œufs mesurent $\frac{270 \mu}{180 \mu}$.

Grâce à l'obligeance de M. CALMAN, le Muséum d'Histoire naturelle possède plusieurs co-types de cette curieuse espèce.

Ortmannia RATHBUN 1901.

(*Atyoida* ORTMANN 1894, non *Atyoida* RANDALL).

Le genre *Ortmannia* est intéressant parce qu'il représente le dernier stade qu'ont dû parcourir les Atyides avant d'atteindre la forme *Atya* qui représente aujourd'hui le terme ultime de leur évolution.

C'est à M. ORTMANN (1894) que revient le mérite d'avoir pour la première fois mis en relief les caractères qui distinguent ce genre des *Atya* : « Examinant des spécimens d'*Atyoida bisulcata* qui prove-

naient de Oahu (Sandwich), et se trouvaient au Muséum de l'Académie des Sciences naturelles de Philadelphie, je trouvai, dit-il, que les mains des deux paires de pattes antérieures étaient totalement différentes de celles des *Atya* typiques, en ce sens qu'elles avaient des pinces de *Caridina* comme les pattes représentées par F. MÜLLER dans *Atyoida potimirim* (fig. 3 et 4) : le dactylus (doigt mobile) y est inséré sur le bord supérieur du propodite, de sorte qu'il est plus court que ce dernier et forme une pince qui comprend une portion palmaire et deux doigts, comme c'est la règle chez les Décapodes.

« Dans *Atya*, au contraire, le dactylus s'articule avec le propodite sur l'extrémité postérieure de ce dernier, les deux articles étant exactement semblables et formant une main de Décapode dont le type est très particulier, car la portion palmaire y a totalement disparu, et la main se réduit à deux doigts presque semblables qui sont réunis entre eux à leur extrémité postérieure. L'article carpien des chélipèdes des *Atyoida* est plus long que celui des *Atya*, surtout dans les pattes de la seconde paire ».

Il est impossible de définir mieux et plus complètement le genre qui nous occupe, mais nous croyons, avec M^{lle} RATHBUN (1901, 120, note), qu'on ne saurait lui attribuer le nom d'*Atyoida* que M. ORTMANN a emprunté à RANDALL. En établissant le sous-genre *Atyoida*, ce dernier auteur (1839, 140) ne mentionne aucun des caractères signalés plus haut : « Pedom pare tertio elongato, gracili, dit-il, caetera Atyae similis », diagnose qui s'applique aux *Atya* de petite taille, mais qui ne saurait convenir aux *Atyoida* tels que les conçoit M. ORTMANN ; si ces derniers, ont des pattes grêles et assez longues comme tous les Atyidés jeunes ou de dimensions réduites, ils ne ressemblent pas aux *Atya* pour le reste de leurs caractères, puisqu'ils présentent des pattes préhensiles tout autrement constituées. En fait, c'est bien d'une *Atya* de petite taille et non d'un *Atyoida* au sens d'ORTMANN qu'il s'agit dans le travail de RANDALL ; l'*Atya bisulcata*, pour laquelle cet auteur a établi le sous-genre *Atyoida* est encore représentée à l'Académie des Sciences de Philadelphie par un type sec et en mauvais état où M^{lle} RATHBUN a pu reconnaître les caractères évidents du genre *Atya*. Après RANDALL et avant M. ORTMANN, DANA et A. MILNE-EDWARDS (1863, 151) se sont occupés du genre *Atyoida*, mais sans le caractériser autrement que par la 3^e paire de pattes, et en l'appliquant d'ailleurs à certaines espèces dont on ne saurait fixer la position générique. On peut en dire autant

de STIMPSON (1860, 97). Il est vrai que FRITZ MÜLLER a décrit et figuré, sous le nom d'*Atyoida potimirim*, une espèce brésilienne qui appartient réellement au genre qui nous occupe, mais il l'a rangée dans le genre *Atyoida* d'après les règles fixées par RANDALL, et il n'a eu nullement l'intention d'en faire le type d'un genre nouveau. En conséquence, nous croyons avec M^{lle} RATHBUN que le nom d'*Atyoida* doit être supprimé de la nomenclature zoologique, et qu'il convient de réunir en un genre nouveau les espèces qui répondent à la diagnose donnée par M. ORTMANN. M^{lle} RATHBUN a proposé pour ce genre le nom d'*Ortmannia* que nous croyons devoir accepter.

Etant donné ce qui précède, le genre *Ortmannia* (fig. 14) se distingue des *Caridina* par la similitude de ses deux paires de pattes antérieures dont les carpes sont plus ou moins excavés, des *Atya* par les pinces de ces pattes qui ne sont jamais fendues jusqu'à la base. Quant à la longueur du carpe qui porte ces pinces, elle est des plus variables, mais ordinairement plus grande que celle du

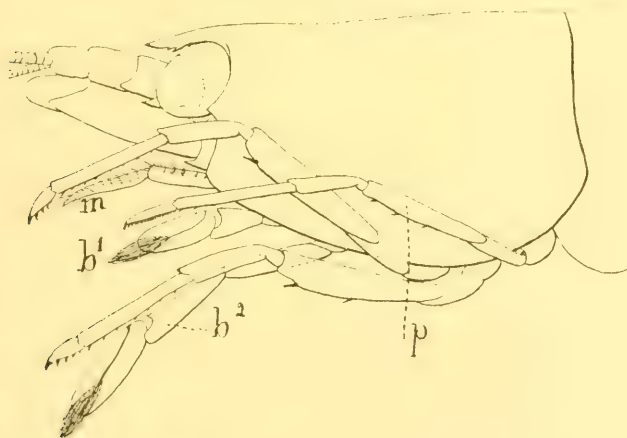


FIG. 14. — *Ortmannia americana* GUÉR.-MÉN.; m, pattes mâchoires postérieures.

même article dans les *Atya*. Les pattes de la 3^e et de la 4^e paire sont presque toujours plus robustes que celles des *Caridines*, mais plus faibles que celles des *Atyes* de grande taille; d'ailleurs celles de la 3^e paire ne prédominent pas sensiblement sur les suivantes et, comme ces dernières, se terminent par un doigt court armé d'une

épine terminale et de quelques denticules. Les pattes postérieures sont grêles et très semblables à celles des *Caridina*. La formule branchiale est également la même que dans ce dernier genre, et, comme on le verra plus loin, identique à celle des *Atya*; toutefois FRITZ MÜLLER avait justement observé que les épipodites font défaut à la base des pattes de la 4^e paire dans l'*O. potimirim*, et j'ai pu observer le même fait dans l'*O. mexicana*. Toutes les autres espèces présentent le même nombre d'épipodites que les Caridines.

On ne saurait douter que les *Ortmannia* dérivent des Caridines par une simple modification du carpe des pattes de la 2^e paire; il y a même lieu de croire que le passage des Caridines aux *Ortmannia* s'effectue brusquement, par une simple répétition métamérique qui fait que les pattes de la 2^e paire acquièrent à peu près la même structure que celles de la première. L'exemple de la *C. apiocheles* (fig. 3, p. 69), établit que cette manière de voir n'est pas une simple hypothèse: dans cette espèce, en effet, j'ai observé un individu qui avait conservé tous les caractères de l'espèce, mais où les appendices des deux premières paires étaient du type *Ortmannia* le plus net. On a vu plus haut (p. 69 et 87) que j'ai désigné cette mutation ortmannienne sous le nom de *Caridina apiocheles* mut. *Edwardsi*.

Il y a lieu de croire que le passage du genre *Ortmannia* au genre *Atya* s'effectue de même par une variation brusque. J'ai observé, en effet, que dans les Atyes de petite taille, *Atya bisulcata* et *Atya serrata*, certains individus présentent tous les caractères des *Atya* et d'autres tous les caractères des *Ortmannia* sans qu'il soit possible d'observer quelque autre différence entre ces formes; ainsi l'*Ortmannia Henshawi* mut. *bisulcata* est désignée par M^{lle} RATHBEN (1901, 120) sous le nom d'*Atya bisulcata*; ainsi encore j'ai constaté que l'*Ortmannia Alluaudi* mut. *serrata* (*Atya serrata* et *A. brevirostris* des auteurs) se trouve très fréquemment sous la forme atyenne.

Etant donnée la taille relativement faible de ces *Ortmannia* et de leurs mutations atyennes, je me suis demandé si leur état ortmannien ne serait pas le stade jeune des formes atyennes représentées par leurs mutations. Mais j'ai dû rejeter cette hypothèse pour les raisons suivantes: 1^o parce que leurs individus ortmanniens sont très souvent chargés d'œufs, ce qui prouve que ce ne sont pas des jeunes immatures; 2^o parce que beaucoup de ces individus sont plus grands que d'autres où la mutation atyenne s'est effectuée; 3^o parce

que les très petits exemplaires des vraies Atyes présentent déjà tous les caractères du genre auquel ils appartiennent (M. DE MAN a étudié de jeunes femelles (déjà ovifères) de l'*Atya moluccensis* qui mesuraient 23 mm. et dont les pinces étaient fendues jusqu'à la base comme dans l'*Atya bisulcata* des auteurs). Les pléopodes de ces *Ortmannia* femelles sont absolument identiques à ceux des *Atya*; quant aux pléopodes antérieurs du mâle (1), ils appartiennent également au type *Atya*, mais leur endopodite est plus long et bordé de soies grêles, ce qui tient peut-être à son incomplet développement dans les individus étudiés; d'ailleurs, à ce point de vue, il n'y a pas de différences entre la forme ortmannienne et sa mutation. J'ajoute que dans les lots dont j'ai fait l'étude, on trouvait presque toujours des représentants de l'une et l'autre forme, mais en proportion très variable suivant les lieux; parfois les deux formes étaient en nombre à peu près égal, quelquefois le type *Atya* prédominait, souvent enfin c'était la forme *Ortmannia*. Il est très probable que dans certains de ces cas, sinon dans tous, la même femelle peut produire des individus de l'un et l'autre type; avec le concours de mon ami M. GEAY, qui va se rendre à Madagascar, je compte soumettre cette vue au contrôle de l'observation pour l'*O. Alluaudi*.

Faut-il conclure de ce qui précède que les genres *Caridina* et *Ortmannia* doivent disparaître de la nomenclature zoologique et être réunis au genre *Atya*, dont le nom a une antériorité manifeste? En aucune façon. Les curieuses mutations offertes par ces formes nous montrent tout simplement le mécanisme par lequel s'effectue l'évolution dans les types supérieurs de la famille et, peut-être dans la famille tout entière. La *Caridina apiocheles* est une Caridine qui tend à passer au genre *Ortmannia*; d'autre part, les mutations atyennes s'appliquent à des *Ortmannia* qui évoluent vers le genre *Atya* et qui sont dans un état d'équilibre instable. Au curieux phénomène qui frappe ces Crevettes j'ai donné précédemment (1904^a) le nom de « *mutation par atavisme* », mais ce terme n'est pas absolument convenable, et il vaut mieux le remplacer par celui de *mutation évolutive* qui correspond davantage à la réalité des faits. Dès lors nous dirons que la *Caridina apiocheles* mut. *Edwardsi* est la forme ortmannienne de la *C. apiocheles*, que l'*Ortmannia*

(1) Les pléopodes de la seconde paire du mâle se distinguent, dans les deux formes, par la bifurcation assez longue de leur endopodite.

Alluaudi (*Atya serrata* mut. *Alluaudi*) a pour forme évolutive atyenne l'*O. Alluaudi* mut. *serrata* (*Atya serrata*) et que l'*Ortmannia Henshawi* a pour mutation atyenne l'*O. Henshawi* mut. *bisulcata*, c'est-à-dire l'*Atya bisulcata* des auteurs.

Au reste, il n'est nullement établi que toutes les Caridines évoluent vers le genre *Ortmannia* et toutes les *Ortmannia* vers le genre *Atya*; bien plus, de même que la plupart des Atyes ne rappellent plus aucunement les formes ortmanniennes qui leur ont donné naissance, de même la plupart des Caridines et certaines *Ortmannies* sont *actuellement* fixées dans leurs genres propres et ne présentent pas d'évolution apparente vers les formes supérieures. Et cette raison suffirait, à elle seule, pour maintenir en systématique les trois genres discutés.

Il semble bien, en effet, que toutes les espèces du genre *Ortmannia* ne présentent pas de mutation évolutive vers la forme Atye; du moins cette mutation n'a jamais été signalée dans les trois premières espèces du tableau suivant: l'*O. mexicana*, l'*O. potimirim* et l'*O. americana*. Affirmer que ces espèces n'ont pas de représentants atyens serait sans doute téméraire, d'autant que, jusqu'ici, l'attention ne s'était nullement portée sur cet intéressant problème. Pourtant, les trois espèces précitées semblent moins propres que toutes autres à évoluer vers le genre *Atya*, car elles proviennent de Caridines où les carpes antérieurs sont encore longs et faiblement échancrés, ce qui les distingue complètement des autres *Ortmannies* et de toutes les espèces d'*Atya*. Il est clair, en effet, que la mutation évolutive atyenne doit apparaître moins facilement chez les *Ortmannia* à carpes antérieurs longs que chez celles où ces carpes sont courts, car elle n'est nullement facilitée par la répétition métamérique. Il est bon d'observer toutefois que les carpes des pattes de la première paire ne sont pas également allongés dans les trois espèces, et que peut-être ces formes évoluent aussi vers le genre *Atya*, dont elles se rapprochent d'ailleurs par leurs pinces très longuement fendues.

Chez les *Ortmannia* à carpes antérieurs courts, les pinces sont généralement bien plus semblables à celles des Caridines, à cause de leurs doigts plus courts et de leur portion palmaire plus nette. D'ailleurs, dans toutes ces formes, la mutation évolutive se manifeste brusquement après une série de tentatives infructueuses où l'on voit les carpes se raccourcir et les pinces se fendre davan-

tage. J'ai relevé quelques-unes de ces variations dans une même espèce; elles sont bien frappantes et mettent en évidence un état d'équilibre instable auquel les Caridines ne nous avaient pas accoutumés, et qui suffirait à lui seul pour indiquer un type en voie d'évolution.

Dans le tableau suivant, j'ai cru devoir réunir toutes les formes ortmanniennes quels que soient leur fixité ou le genre dont elles font partie. Il est nécessaire, en effet, que le zoologiste arrive à déterminer toutes les espèces qu'il possède, indépendamment des variations évolutives auxquelles ces espèces peuvent être sujettes. C'est avec la même préoccupation et dans le même esprit que j'ai dressé un peu plus loin le tableau du genre *Atya*.

TABLEAU DES FORMES ORTMANNIENNES.

A¹. Carpe des pattes I médiocrement échanuré et très nettement plus long que large; celui des pattes II plus long et plus grêle encore; pinces très profondément fendues; rostre inerme en-dessus, presque toujours armé de quelques denticules en-dessous.

B¹ Angle antéro-inférieur de la carapace arrondi ou obtus, non conformé en pointe; chez le mâle au moins, pas d'épipodites à la base des pattes IV.

C¹ Rostre fortement infléchi, dépassant rarement un peu le 1^{er} article des antennules; carpe des pattes II presque de la longueur de la pince.

$\frac{0}{1-4}$ **O. americana** GUÉR. MÉN. 1857
(Cuba).

C² Rostre relevé à son extrémité qui se termine un peu en avant ou en arrière de la partie distale du 2^e article antennulaire; carène ventrale étroite; carpe des pattes II un peu plus court que la pince. $\frac{0}{1-3}$

..... **O. potimirim** F. MUELLER, 1881
(Brésil et probablement aussi Vénézuëla).

B² Angle antéro-inférieur de la carapace prolongé en pointe très saillante, au moins chez la femelle; rostre un peu voûté dans sa partie médiane, dépassant le 1^{er} article antennulaire et parfois le 2^e; carène ventrale très saillante; carpe des pattes II plus court que la pince. Des épipodites à la base des pattes IV. $\frac{0}{0-4}$ **O. mexicana** DE SAUSSURE, 1858

(Mexique, Vénézuëla).

A² Carpe des pattes I profondément échanuré, plus large que long ou à peine plus long que large, celui des pattes II un peu plus allongé; portion palmaire des pinces bien plus nette que dans le groupe précédent. Des épipodites à la base des pattes IV.

B¹ Bord latéro-inférieur de la carapace arrondi ou aigu, non prolongé en pointe.

C¹ Rostre denticulé en-dessus, une épine sus-antennaire sur le bord antérieur de la carapace, pinces oviformes à doigts plus courts que la portion palmaire. $\frac{8-15}{0-2}$ **Caridina apiocheles** mut.

Edwardsi BOUV., 1901
(Seychelles).

C² Rostre inerme en dessus, infléchi, un peu rétréci vers sa pointe, fortement caréné du côté dorsal, parfois denticulé en dessous; pas d'épine sus-antennaire. $\frac{0}{0-4}$ **O. Alluaudi** BOUV., 1901

(La Réunion, Madagascar).

B² Bord latéro-inférieur de la carapace prolongé en une forte pointe, une épine sus-antennaire; rostre aigu, triangulaire, peu infléchi, faiblement caréné et inerme. $\frac{0}{0}$ **O. Henshawii** RATHBUN, 1901

(îles Sandwich).

Voici quelques observations relatives à certaines des espèces précédentes :

1^o *Ortmannia americana* GUÉRIN 1857 (fig. 14, p. 97). — Cette espèce a été rangée à tort, par GUÉRIN et par M. ORTMANN (1894, 406), dans le genre *Caridina*; il suffit de jeter un coup d'œil sur les figures données par GUÉRIN pour s'apercevoir qu'elle doit prendre place dans le genre *Ortmannia*. Au surplus, dès 1889, M. Pocock l'avait placée avec doute dans le genre *Caridina*. Elle est connue à Cuba et à la Dominique; les exemplaires du Muséum proviennent de Cuba où ils furent capturés par PETERS.

2^o *Ortmannia potimirim* FR. MÜLLER 1881. — On a vu plus haut comment cette espèce se distingue de la précédente; j'ajouterai que les doigts de ses pattes postérieures sont plus courts et ne dépassent pas le quart du propodite; ils en égalent au moins le tiers dans l'*O. americana*. J'ai pu étudier cette espèce sur des exemplaires que le Musée de Turin m'a communiqués et qui proviennent de FRITZ MÜLLER lui-même; les œufs mesurent $\frac{430 \mu}{300 \mu}$. Ces exemplaires avaient été recueillis dans la province de Ste-Catherine, au Brésil, comme les *types* eux-mêmes; grâce à l'obligeance de MM. CAMERANO et NOBILI, l'un d'eux a été cédé au Muséum. On sait que l'espèce fut capturée dans la rivière Itajahy et également à São Sebastião, dans la mer. D'après M^{lle} RATHBUN (1901, 120) elle se trouverait aussi à Porto-Rico, mais les exemplaires de cette localité sont probablement des *O. americana*. Antérieurement j'ai confondu moi-même l'*O. potimirim* avec les autres espèces américaines (1901^a, p. 446).

3° *Ortmannia mexicana* DE SAUSSURE 1858 (fig. 15). — Cette espèce a été décrite par M. DE SAUSSURE comme une Caridine et rangée par M. ORTMANN dans les espèces douteuses du genre *Atya*. En fait, c'est bien une *Ortmannia* comme j'ai pu m'en convaincre en examinant les figures de M. DE SAUSSURE et les

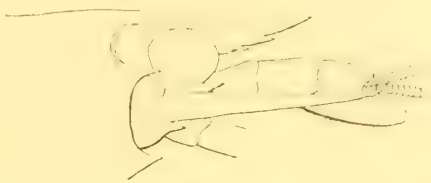


FIG. 15. — *Ortmannia mexicana* DE SAUSS.

spécimens de la collection du Muséum; ces derniers proviennent de la Vera-Cruz, comme ceux de M. DE SAUSSURE, et sont probablement des cotypes de l'espèce. Ils furent recueillis par SALLÉ.

C'est à tort que j'ai confondu précédemment cette espèce avec l'*O. potimirim* (1904^a, 466); elle en diffère à beaucoup d'égards comme le montre le tableau précédent. Ses œufs mesurent $\frac{300 \mu}{280 \mu}$ et le doigt de ses pattes postérieures ne dépasse guère le quart du propodite.

4° *Caridina apiocheles* BOUV. mut. *Edwardsi* BOUV. (1904^b, p. 134)

(fig. 3, p. 69). —

J'ai montré précédemment que cette forme est une mutation ortmannienne de la *C. apiocheles*; on n'en connaît qu'un seul exemplaire qui provient probablement des Seychelles. Il se trouvait mêlé à 10 spécimens de la forme type.

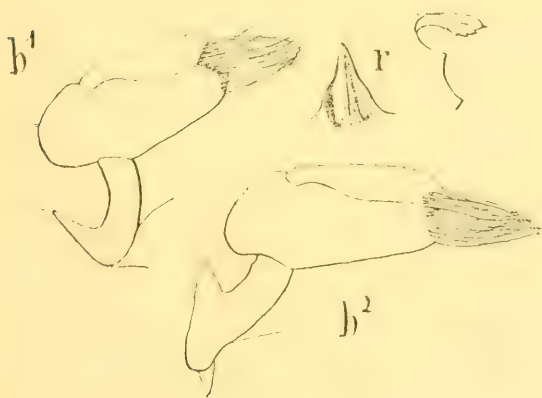


FIG. 16. — *Ortmannia Alluaudi* BOUV.

5° *Ortmannia Alluaudi* BOUV. 1904 (= *Atya serrata* mut. *Alluaudi* BOUVIER (1904^a, 447; 1904^b, 136). — On verra plus loin qu'il

ne me paraît pas possible de séparer l'*Atya brevirostris* DE MAN de l'*A. serrata* SP. BATE et qu'il y a lieu, par conséquent, de conserver à l'espèce le nom proposé par SPENCE BATE, parce qu'il a la priorité.

L'*Ortmannia Alluaudi* est la forme ortmannienne de l'*Atya serrata*, mais elle présente comme cette dernière des variations notables ; dans les exemplaires de Madagascar, de l'île Maurice et de la Réunion, le rostre est plus ou moins infléchi, muni d'une carène ventrale et de denticules sur la partie antérieure convexe de cette carène (fig. 16); dans les spécimens des îles Mariannes (fig. 17 et 18), le rostre est généralement très peu infléchi, presque dépourvu de carène ventrale, d'ailleurs inerme et sensiblement droit



FIG. 17. — *Ortmannia Alluaudi* BOUV., ♀ des îles Mariannes.

dans cette région. Dans les spécimens d'*Atya brevirostris* (= *A. serrata*) étudiés par M. SCHENKEL (1902) et qui proviennent des Célèbes, la première forme est représentée par les fig. 6^a, 6^b et 6^c, la seconde par la fig. 6^d qui se rattache d'ailleurs aux précédentes par la fig. 6ⁱ où le rostre est presque droit et ne présente plus qu'un denticule.

L'*O. Alluaudi* est représentée dans les collections du Muséum par les spécimens suivants :

Lot n° 1 : un mâle long de 27 mm. A cet exemplaire étaient associés 5 spécimens (4 mâles et une femelle) de la mutation *serrata* ; le plus petit de ces spécimens (un mâle) mesurait 20 mm., le plus grand 26. Ce lot (donné par M. Ed. CHEVREUX) provenait de Ste-Marie, à Madagascar.

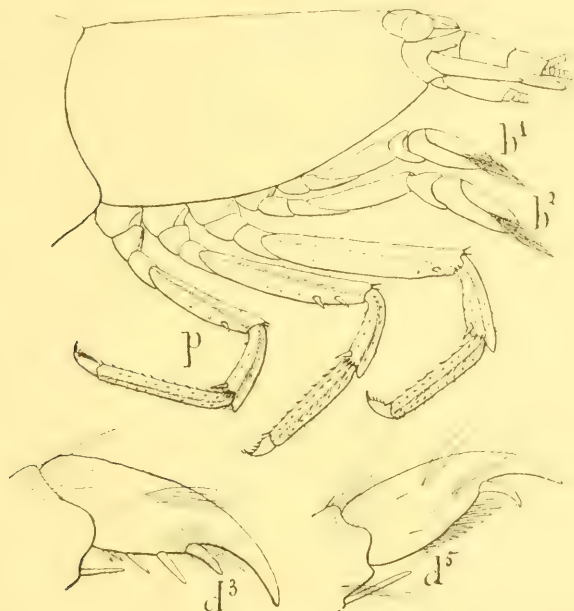


FIG. 18. — *Ortmannia Alluaudi* BOUV., autre ♀ des îles Mariannes.

Lot n° 2 : une femelle dépourvue d'œufs, longue de 30 mm. et isolée. Montagne d'Ambre, à Madagascar (M. CH. ALLUAUD).

Lot n° 3 : un mâle isolé, un peu plus grand que l'exemplaire précédent. Ile Maurice : Curepipe (M. CH. ALLUAUD),

Lot n° 4 : 4 mâles et une femelle pourvue d'œufs qui mesurent $600 - 650 \mu$; cette femelle atteint près de 40 mm. ; les mâles sont plus petits, 30 à 35 mm. Ile de la Réunion : Salasie (M. CH. ALLUAUD).

Lot n° 5 : 24 individus mâles ou femelles dont les dimensions oscillent entre 17 et 28 mm. ; ces exemplaires étaient accompagnés par 4 jeunes mâles de la mutation *serrata* ; le plus petit mesure

20 mm. et les plus grands 28. Le tout provenant des îles Mariannes (M. MARCHE).

Lot n° 6: 45 exemplaires femelles dont les dimensions varient entre 20 et 38 mm.; la plupart de ces femelles sont chargées d'œufs qui mesurent $\frac{500}{350} \mu$ quelle que soit la taille du spécimen; les plus petites femelles ovifères ont à peu près 25 mm. de longueur. Le lot ne contient qu'une seule femelle de la mutation *serrata* (fig. 19); cette femelle mesure 28 mm.; elle est chargée d'œufs identiques aux précédents. Le tout provient également des îles Mariannes (M. MARCHE).

Les variations de cette espèce et de la mutation *serrata* sont assez considérables et portent sur tous les caractères qui, dans le genre Caridine, se font remarquer par leur variation; on se trouve évidemment en présence d'une forme en voie d'évolution active et par conséquent très plastique. Les nombreux exemplaires recueillis aux Mariannes par M. MARCHE se distinguent (fig. 17 et fig. 18) par leur

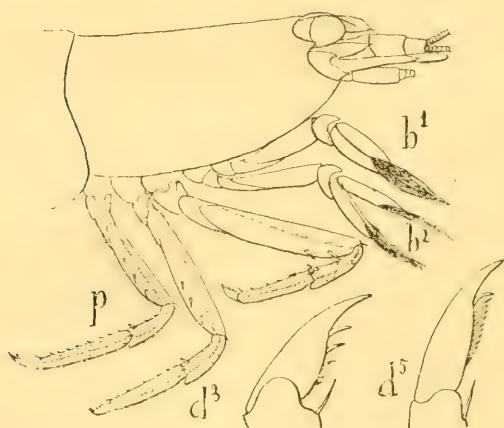


FIG. 19. — *Ormannia Alluaudi* BOUV. mut. *serrata*
♀ des îles Mariannes.

rostre peu infléchi, droit et inerme en dessous, par leur épine antennulaire longue, par la saillie très prononcée et aiguë que forme l'angle antéro-inférieur de la carapace, par leurs pattes ambulatories de longueur médiocre; les pinces et les carpes des pattes des deux paires antérieures sont assez variables mais, en

somme, on pourrait se croire en présence d'un type local bien caractérisé. A Madagascar, les pattes ambulatories sont également de longueur médiocre et les angles de la carapace notablement aigus; par contre, le rostre s'infléchit, sa carène inférieure s'élève et s'arme de denticules, si bien que la forme *serrata* se trouve autant que

possible réalisée. Cette même forme se retrouve à la Réunion et à Maurice (fig. 16), mais avec une inflexion et une armature rostrale moindres, surtout avec des pattes ambulatoires bien plus grêles et bien plus allongées ; tandis que les pattes postérieures, dans ces spécimens, atteignent l'extrémité des pédoncules antennulaires, elles dépassent à peine le bord antérieur de la carapace dans la plupart des autres représentants indo-pacifiques de l'espèce et de sa mutation.

En somme, l'*O. Alluaudi* est une espèce en pleine période d'évolution active et qui oscille entre deux genres différents sans avoir atteint, il s'en faut, la stabilité relative des autres espèces de la famille. Ces variations et cette stabilité s'opposent, semble-t-il, à l'établissement des variétés locales, encore que les spécimens des îles Mariannes d'un côté, ceux de la Réunion de l'autre, présentent quelques caractères assez nets. J'ai mentionné rapidement ces caractères, sans vouloir donner un nom de variété aux formes qui les présentent, car l'espèce nécessite évidemment une étude approfondie. Comment parler de variétés, même locales, lorsque, sur 6 exemplaires de la mutation *serrata* recueillis dans l'île Tomohou III, aux Célèbes, M. SCHENKEL en a trouvé 5 qui passent par tous les degrés du type *serrata*, tel que le conçoit SP. BATE, à celui que M. DE MAN a désigné sous le nom de *brevirostris* !

6° *Ortmannia Henshawi* RATHBUN (1901, 120). — Cette espèce est la forme ortmannienne de l'*Atya bisulcata* RANDALL ; je l'avais désignée précédemment sous le nom d'*Atya bisulcata* mut. *Henshawi* (1904^a, 448 ; 1904^b, 136). Dans cette espèce et dans sa mutation, le rostre est peu infléchi, très aigu, caréné et inerme en dessus et en dessous ; presque rectiligne sur ses bords, il atteint ordinairement l'extrémité des pédoncules antennulaires et souvent même la dépasse un peu ; l'épine antennulaire est triangulaire, très aiguë, fréquemment plus longue que l'article qui la porte ; l'angle sus-antennaire et l'angle antéro-inférieur se prolongent en épines très nettes. Le carpe des pattes de la 1^{re} paire est toujours fort court, mais celui des pattes de la paire suivante est pour le moins aussi long que large dans la forme ortmannienne, aussi court que le précédent dans la mutation *bisulcata* ; les pattes des trois paires suivantes sont peut-être un peu plus longues et plus grêles que dans l'*O. Alluaudi* ; comme dans cette espèce, leur longueur relative diminue à mesure que la taille augmente et généralement aussi (mais non toujours)

quand on passe de la forme ortmannienne à sa mutation. Comme dans l'*O. Alluaudi* également, les deux paires de pinces et le carpe des pattes de la 2^e paire présentent des variations très notables dans les représentants ortmanniens, tandis qu'ils varient moins dans la forme *Atya*.

Cette espèce paraît propre aux îles Sandwich ; elle est représentée, au Muséum, par les deux lots suivants :

Lot n° 1 : Honolulu, M. BALLIEU ; 1 femelle et 3 mâles du type ortmannien ; la longueur de ces exemplaires varie entre 25 millimètres (mâle) et 45 millimètres (femelle). La femelle a des œufs qui mesurent $\frac{650}{400} \mu$. Dans ces quatre exemplaires, le rétrécissement antérieur du rostre est très apparent et, comme de coutume, les formes deviennent lourdes à mesure que la taille augmente.

Lot n° 2 : Honolulu, M. BALLIEU, mai 1877 : 22 exemplaires presque tous mâles, 11 de la forme ortmannienne, autant de la mutation *bisulcata* ; le rostre est peu rétréci en avant et dépasse presque toujours un peu le 1^{er} article antennulaire. Dans la forme ortmannienne, la longueur des spécimens varie entre 22 et 32 millimètres ; dans la mutation *bisulcata* entre 23 et 37. Les œufs ont presque tous disparu ; ils ont d'ailleurs la même taille que les précédents, dans l'une et l'autre forme.

Cette espèce semble présenter des variations moins grandes que l'*O. Alluaudi*, mais il faut observer qu'on ne la connaît pas jusqu'ici en dehors des îles Sandwich.

Atya LEACH 1817.

(*Atys* LEACH 1815).

Le genre *Atya* ne diffère du genre *Ortmannia* (voir fig. 18 et 19, p. 105 et 106) que par deux caractères essentiels : 1^o par ses pinces qui sont fendues jusqu'à la base et divisées en deux doigts identiques munis d'un bouquet de très longs poils ; 2^o par les carpes courts, larges et profondément échancrés qui portent ces pinces et qui s'articulent avec elles très loin de la partie distale. La formule appendiculaire est la même dans les deux genres, et l'on trouve des épipodites sur toutes les pattes, abstraction faite des postérieures ; j'ai observé toutefois que les épipodites des pattes IV sont rudimentaires et presque

totale ment atroph iés dans l'*A. moluccensis*; peut-être en est-il de même dans l'*A. spinipes* qui est une forme très voisine, dont aucun spécimen ne se trouve dans les collections du Muséum.

On pourrait ajouter que les *Atya* se distinguent des *Ortmannia* par leur forme plus trapue, par leur taille plus grande, par leurs yeux moins développés, par les dimensions réduites de leurs pattes à pinces, par les ornements en saillie des pattes des trois paires suivantes, par la longueur réduite des trois derniers articles de ces pattes et par la puissance remarquable de celles qui font immédiatement suite aux pinces; mais ces caractères sont très variables et passent par tous les degrés à ceux des *Ortmannia* chez les individus ou les espèces de petite taille.

En fait, les *Atya* sont des *Ortmannia* où les pattes des deux paires antérieures ont subi les deux modifications essentielles indiquées plus haut: à savoir la réduction en longueur du carpe et surtout la division totale des pinces en deux doigts identiques. Nous savons déjà que ces modifications sont apparues chez des *Ortmannia* remarquables par leur variabilité, qu'elles s'essaient pour ainsi dire chez ces formes et qu'elles se développent tout à coup chez certains de leurs représentants, de sorte que la même espèce renferme simultanément des individus ortmanniens et d'autres où s'est accomplie la mutation atyenne. Etant connue la loi de DELBŒUF, il n'est pas difficile de prévoir que cette aptitude doit conduire à la prédominance de la mutation, puis à sa substitution plus ou moins totale aux types ortmanniens dont elle résulte, bref à l'établissement d'un type générique nouveau, doué d'une évolution qui lui appartient en propre.

Et c'est là, au fond, toute l'histoire du genre qui nous occupe. Les Crevettes qui se présentent sous la forme atyenne se divisent fort naturellement en trois groupes: 1^o celles où le type ortmannien subsiste encore, sinon partout, au moins en certaines régions du globe; leurs dimensions sont toujours réduites et leurs pattes ambulatories peu robustes: mutation *bisulcata* de l'*O. Henshawi* et mutation *serrata* de l'*O. Alluaudi* (fig. 19, p. 106); 2^o celles où le type ortmannien a disparu, mais où la forme du rostre, la gracilité relative des appendices et la taille médiocre indiquent une indépendance plutôt récente: *Atya moluccensis*, *A. spinipes*; 3^o les *Atya* tout à fait typiques, depuis longtemps indépendantes du genre *Ortmannia*, et où l'évolution générique propre au type se manifeste par des formes lourdes et robustes, une grande taille et tous les autres caractères

mentionnés au début de ce chapitre : *A. robusta*, *A. occidentalis*, *A. intermedia*, *A. africana*, *A. scabra*, *A. gabonensis*, *A. crassa*, *A. Poeyi*. Vient-on avoir une idée de l'évolution subie par le genre depuis ses mutations d'origine ortmannienne jusqu'aux types les plus accomplis du genre *Atya* ? Dans les premières, l'animal reste encore très semblable aux Caridines, sa longueur varie autour de 30 mm. et ne dépasse que très rarement 50 mm. ; dans les seconds, la longueur moyenne oscille autour de 10 centimètres et dans l'*A. gabonensis*, peut même en mesurer 14 !

On est peu renseigné sur les mœurs des *Atya*, mais, étant donné le robuste développement de leurs pattes antérieures et la réduction relative de leurs pédoncules oculaires, on doit croire qu'elles sont puissamment fouisseuses et qu'elles savent, mieux encore que les *Cambarus*, se creuser des trous dans les berges des cours d'eau où elles vivent. Cela, du reste, ne les empêche pas d'être de bonnes nageuses, car leurs muscles caudaux sont assez bien développés.

Comme toutes les Crevettes, mais avec la supériorité qu'elles doivent à leur taille, les *Atya* sont recherchées pour l'alimentation.

D'après M. BAVAY ⁽¹⁾ « on mange, à la Guadeloupe et aux Antilles, l'*Atya scabra* LEACH ; on la nomme *Cacalos*. On en prend des quantités dans les ruisseaux. A mon avis, dit M. BAVAY, ce Crustacé, plus petit que la moyenne de nos Ecrevisses, leur est supérieur en goût, mais il faut qu'il soit pêché au-dessus de toute habitation, fort haut par conséquent dans la montagne », car il se nourrit de toutes matières organiques et ne dédaigne pas celles qui se trouvent dans les déjections. « Ils sont bien capables, observe encore M. BAVAY, d'avoir été les agents propagateurs de certaines épidémies qui ont remonté le cours des ruisseaux et rivières dans quelques endroits de l'île (épidémie de choléra de 1867). C'est une accusation sans preuves formelles, mais les soupçons sont autorisés ».

Les appendices ambulatoires des *Atya* présentent de telles variations avec l'âge et le sexe qu'il est bien difficile de les utiliser dans la classification ; par contre, les ornements en saillie de ces appendices et la structure du rostre offrent des caractères d'une remarquable constance dont j'ai tiré grand parti pour dresser le tableau suivant :

(1) Cité par JULES RICHARD, *Essai sur les Crustacés considérés dans leurs rapports avec l'hygiène, la médecine et la parasitologie* ; Lille 1900 (p. 16).

TABLEAU DES *Atya*.

*A*¹. La carène médiane dorsale du rostre est complètement inerme.

*B*¹. Les bords du rostre sont droits ou un peu convexes en dehors, sans échancrure bien marquée vers leur milieu ; le rostre lui-même ne présente pas de sillons accentués, de sorte que ses bords latéraux ne se relèvent pas sensiblement en carène dans leur partie proximale (fig. 20, p. 113).

*C*¹. Rostre généralement droit et plus long que le 1^{er} article antennulaire ; méropodites des pattes de la 3^e paire couverts de saillies. ***A. moluccensis*** DE HAAN 1849.
(Pacifique).

*C*². Rostre infléchi vers le bas, plus court ou à peine aussi long que le 1^{er} article antennulaire ; méropodite des pattes de la 3^e paire à peu près uni. ***A. spinipes*** NEWPORT 1847.
(Pacifique).

*B*². Les bords du rostre, vers le milieu, se rapprochent assez brusquement de la ligne médiane ce qui détermine en ce point une échancrure plus ou moins accentuée ; le rostre lui-même présente une paire de sillons profonds, de sorte que ses bords latéraux, dans leur partie proximale, se relèvent en une carène des plus nettes (fig. 21, p. 117).

*C*¹. Les saillies des trois paires de pattes postérieures sont très réduites et peu nombreuses ; l'échancrure latérale du rostre est largement obtuse (espèces de petite taille).

*D*¹. Le bord antérieur de la carapace forme entre les antennes et les yeux une forte épine rejetée en dehors ; épine antennulaire longue, aiguë et également dirigée en dehors ; rostre ordinairement droit, aigu et toujours inerme. ***Ortmannia Henshawi***.
mut. ***bisulcata*** RANDALL 1839.
(îles Sandwich).

*D*². Le bord antérieur de la carapace forme entre les antennes et les yeux un angle peu saillant, non spiniforme ; épine antennulaire courte, peu aiguë ; rostre infléchi, parfois presque droit ; carène inférieure du rostre incurvée et denticulée.
..... ***Ortmannia Alluaudi*** mut. ***serrata*** BATE 1888.
(îles Indo-Pacifiques, îles du Cap-Vert).

*C*². Les saillies des trois paires de pattes postérieures sont fort accentuées et très nombreuses (espèces de grande taille).

*D*¹. Le rostre (fig. 21, p. 117) s'élargit régulièrement en arrière de ses échancrures latérales qui forment un angle plus ou moins obtus ; sa carène médiane est droite, sauf à sa partie antérieure où elle peut s'infléchir vers le bas. Les saillies des trois paires de pattes postérieures, surtout celles de la face externe du méropodite, sont peu élevées, et leur partie terminale cornée, quand elle existe, reste toujours très courte.

*E*¹. La carène médiane dorsale se termine un peu avant la pointe du rostre ; la carène ventrale est nettement accentuée (fig. 21).

*G*¹. La carène médiane dorsale s'infléchit fortement à son extrémité distale ; la carène médiane ventrale, très saillante, est fort arquée et laminiforme (fig. 21, p. 117).
Saillies des méropodites squamiformes, sans partie cornée

et légèrement infléchies en avant où elles présentent une couronne de poils courts. Angles supra- et infra-antennaires de la carapace nets, mais peu saillants **A. robusta** A. M.-Edw. 1864.
(Nouv.-Calédonie).

G². La carène médiane dorsale s'infléchit faiblement et lentement en avant; la carène médiane ventrale, médiocrement saillante, est peu arquée et présente une rangée de denticules dans sa partie antérieure (fig. 22, p. 118). Saillies des pattes semblables à celles de l'espèce précédente, mais souvent un peu cornées à l'extrémité et moins nettement sériées. Angles supra- et infra-antennaires très aigus et très saillants **A. occidentalis** Newp. 1847.
(Antilles).

E³. La carène médiane dorsale se termine au bord même du rostre, dont la face inférieure, simplement convexe, ne présente pas de carène accentuée; saillies des pattes arrondies ou beaucoup moins squamiformes.

G¹. Face inférieure du rostre arrondie, sans carène distincte; carène médiane dorsale droite, sensiblement infléchie à l'extrémité (fig. 23, p. 119). Saillies des pattes basses et très peu cornées à l'extrémité. Rostre large **A. intermedia** Bouv. 1904.
(Afrique).

G². Face inférieure du rostre assez saillante dans sa partie médiane qui présente quelques denticules, carène médiane dorsale absolument droite jusqu'à l'extrémité du rostre, qui est étroite et en pointe; rostre assez étroit, à échancrures peu profondes et très obtuses (fig. 24, p. 120). Saillies des pattes assez hautes et largement cornées à l'extrémité **A. africana** Bouv. 1904.
(Afrique).

D². Le rostre se rétrécit légèrement en arrière de ses échancrures latérales qui sont profondes, en angle presque droit ou même aigu, limitées en dehors par une saillie plus ou moins forte. La carène médiane dorsale s'infléchit toujours à sa base pour se relever plus ou moins ensuite; la carène ventrale est très peu indiquée (fig. 25, p. 121). Les saillies des trois paires de pattes postérieures sont toujours longuement cornées à l'extrémité et le plus souvent hautes. La carapace est fortement ponctuée, souvent très irrégulière en avant chez les spécimens adultes.

E². Rostre large, triangulaire en avant des échancrures qui sont en angle droit ou obtus et limitées au dehors par un lobe peu saillant. Angles infra- et supra-antennaires bien développés (fig. 25, p. 121). Les rugosités de la partie antérieure de la carapace, quand elles existent, sont fort irrégulières **A. scabra** LEACH 1815 (*A. margaritacea* A.-M. Edw. 1864).
(Cosmopolite sous les tropiques).

E². Rostre étroit, formant une longue pointe triangulaire en avant de l'échancrure, qui est profonde, aiguë et limitée en dehors par une forte dent subaiguë et très saillante. Angle infra-antennaire très réduit et séparé du fort angle supra-antennaire par un bord plutôt court (fig. 26, p. 124). Les rugosités de la partie antérieure de la carapace sont fort régulièrement disposées et représentent des sculptures en creux, parmi lesquelles s'élèvent des lignes saillantes interrompues dirigées en avant
..... **A. gabonensis** GIEBEL 1875.
(Afrique et Amérique).

A². La carène médiane dorsale du rostre est dentée en scie.

B¹ Rostre aussi long que l'écaille antennaire ; partie antérieure de la carapace munie de nombreuses épines et de carènes épineuses. **A. crassa** SMITH 1871.
(Amérique).

B². Rostre plus court que l'écaille antennaire ; partie antérieure de la carapace dépourvue de carènes ou d'épines. **A. Poeyi** GUÉR.-MÉN. 1857.
(Cuba).

Voici maintenant quelques observations au sujet des espèces précédentes :

1^o *Atya moluccensis* DE HAAN 1849 (= *A. armata* A. MILNE-EDWARDS 1864, *A. Gustavi* ORTMANN 1890, *A. dentirostris* THALLWITZ 1891). —

Cette espèce (fig. 20) se distingue de toutes les autres (abstraction faite, sans doute, de l'*A. spinipes* qui paraît n'en être qu'une variété) par la réduction de tous ses épipodites, par l'atrophie partielle des épipodites des pattes III, par l'atrophie presque

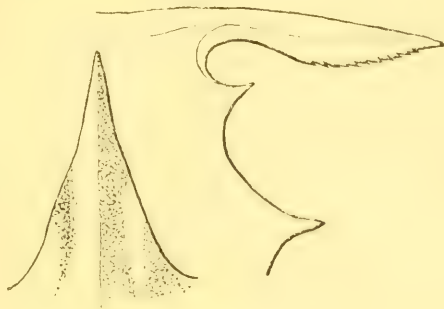


FIG. 20. — *Atya moluccensis* DE HAAN, grand exemplaire (75 mm.) type l'*A. armata*.

totale de ceux des pattes IV. Les petits exemplaires de l'espèce ont quelque peu l'allure et le rostre de l'*Ortmannia Heushawi*, mais un seul coup d'œil sur les épipodites permet au premier abord de distinguer les deux formes. Les appendices sexuels du mâle sont identiques à ceux de l'*A. occidentalis* qui seront figurés plus loin (fig. 22, p. 118) ; toutefois leur endopodite a de longues épines marginales courbes et présente à sa base une forte dilatation transversale.

C'est à juste titre que les auteurs identifient l'*A. armata* A. M.-EDW. avec l'*A. moluccensis* ; l'examen des types laissés au Muséum par A. MILNE-EDWARDS le démontre surabondamment. Les quatre types que j'ai sous les yeux ont été rapportés de Batavia, comme l'écrivit A. MILNE-EDWARDS (*Ann. Soc. ent. de France*, 1865, p. 145), par le D^r BLECKER, et c'est à la suite d'un lapsus (signalé par M. DE MAN) que l'auteur, deux pages plus loin, attribue l'espèce

aux îles Philippines. Ces quatre exemplaires sont représentés par deux mâles et deux femelles ovigères. Le grand mâle est certainement celui figuré par A. MILNE-EDWARDS (1864, fig. 3), mais ses grosses pattes ambulatoires, si bien caractérisées par l'énorme éperon de leur méropodite, ont été enlevées et n'existent plus dans le bocal; le second mâle est plus petit (65 millimètres de longueur au lieu de 75), ses éperons commencent à s'isoler d'une manière fort nette. Les deux femelles ne présentent rien de semblable et leurs pattes ambulatoires sont seulement armées des épines qu'on observe chez les *Ortmannia*; elles ont à peu près 55 millimètres et leurs œufs mesurent $\frac{550 \mu}{350 \mu}$.

L'espèce est largement répandue dans tout l'archipel indien, depuis Java jusqu'aux Célèbes et aux îles Philippines. Les exemplaires du Muséum proviennent de Batavia (D^r BLECKER), de Buitenzorg (M. SPIRE) des Célèbes (QUOY et GAIMARD) et de la Nouvelle-Calédonie.

2^e *Ortmannia Henshawi* RATHBUN mut. *bisulcata* RANDALL 1839. — Le type de cette mutation provient des îles Sandwich et fut décrit par RANDALL sous le nom d'*Atyoida bisulcata*; grâce à M^{lle} RATHBUN qui l'a examiné à Philadelphie où il se trouve encore, on sait qu'en fait il présente tous les caractères essentiels des *Atyes* (1901, 120).

Cette Crevette est propre aux îles Sandwich, comme l'*O. Henshawi* dont elle n'est qu'une mutation. Les deux formes sont presque toujours réunies dans ces îles et c'est ainsi qu'elles furent recueillies par M. HENSHAW, à Kaiwiki, Hilo, par 1.800 pieds d'altitude, à trois milles de la mer; M^{lle} RATHBUN, qui reçut cette récolte n'eut pas de peine à y découvrir les deux formes qu'elle considéra comme des espèces distinctes, rapportant l'une à l'*A. bisulcata* RANDALL, et décrivant l'autre comme nouvelle sous le nom d'*O. Henshawi* (1901, 120, note). On a vu plus haut que, dans un lot recueilli par M. BALLIEU à Honolulu, les deux formes sont représentées en nombre égal, surtout par des mâles.

La forme qui nous occupe n'est pas sans ressembler quelque peu à l'*A. moluccensis*, surtout, comme l'observe M. DE MAN, aux jeunes de cette dernière espèce; toutefois le rostre de l'*O. Henshawi* est toujours inerme et les épipodites de ses pattes III et IV sont bien développés.

3^e *Ortmannia Alluaudi* BOUV. mut. *serrata* SP. BATE 1888. — C'est la forme que SP. BATE a décrite et figurée sous le nom d'*Atya serrata*, dans le vol. XXIV, p. 699, pl. CXIX, fig. 2, 2a, de la publication du « Challenger », et que M. DE MAN a décrite sous le nom d'*Atya brevirostris* (1892, p. 360-363, Taf. XXI, fig. 21). D'après M. DE MAN, l'*A. serrata* se distingue de l'*A. brevirostris* par son rostre un peu plus long relativement au thorax, plus haut quand on le voit de profil et muni en dessous de trois ou quatre denticules ; la taille est d'ailleurs la même dans l'un et l'autre cas ; à peine la moitié de celle de l'*A. moluccensis*, soit 30 à 40 mm.

J'ai cru moi-même les deux formes différentes (1901^a, 447) et je les ai signalées séparément dans mon catalogue des Atyidés du Muséum (1901^b, 137) ; mais de nouveaux matériaux et un examen plus approfondi m'ont donné la certitude qu'elles appartiennent au même type. En réalité, ces deux prétendues espèces ne diffèrent que par leur rostre et, à ce point de vue, on trouve absolument tous les passages entre l'une et l'autre. J'ai montré plus haut (p. 107) comment M. SCHENKEL, dans un même îlot des Célèbes, décrit et figure cinq exemplaires d'*Atya brevirostris* dont les uns sont du type *A. serrata* le plus pur, les autres du type *A. brevirostris* normal ou très modifié (1902, fig. 6^a-6^e, p. 500). La synonymie de cette mutation sera donc la suivante :

- 1888. *Atya serrata* SP. BATE, *Challenger*, vol. XXIV, p. 699, Pl. CXIX, fig. 2.
- 1892. *Atya brevirostris* DE MAN, *Zool. Ergeb. de Max Weber*, B. II, p. 360, Taf. XXI, fig. 21.
- 1894. *Atya brevirostris* A. ORTMANN, *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, vol. 46, p. 409.
- 1900. *Atya brevirostris* var. *de Mani* NOBILI, *Ann. Mus. civ. Storia Nat. di Genova* (2) vol. XX, p. 475.
- 1902. *Atya brevirostris* E. SCHENKEL, *Verh. Naturf. Ges. Basel*, B. XIII, p. 500, fig. 6.
- 1904. *Atya serrata* E.-L. BOUVIER, *C. R. Acad. des Sc.*, T. 138, p. 446.
- 1904. *Atya brevirostris* E.-L. BOUVIER, *Bull. Mus. Hist. nat.*, p. 137.

Les types de la mutation proviennent de la vallée San Antonio, à Santiago, île du Cap Vert ; d'autres exemplaires, de la même forme,

ont été signalés aussi à Flores et à Timor par M. DE MAN, à Amboine par M. ORTMANN (1894, 409), dans l'île Mentawai par M. NOBILI (1900, 475, var. *de Mani*), à Tomohou III, aux Célèbes, par M. SCHENKEL (1902, 500).

Les exemplaires du Muséum sont les suivants :

Lot n° 1 : Ste-Marie, à Madagascar (CHEVREUX); 5 individus (4 mâles et 1 femelle) associés à un mâle de la forme ortmanienne.

Lot n° 2 : îles Mariannes (M. MARCHE); 4 mâles signalés plus haut (p. 106) et associés à 24 individus de la forme ortmanienne.

Lot n° 3 : îles Mariannes (M. MARCHE); une femelle mentionnée plus haut (fig. 19, p. 106) et associée à 45 individus de la forme ortmanienne.

Lot n° 4 : île Bourbon (MAILLARD), 3 femelles à rostre peu infléchi, mais denticulé; la plus grande atteint 35 mm. de longueur et ses œufs mesurent $\frac{580 \mu}{370 \mu}$.

Lot n° 5 : îles Sandwich; 4 femelles tout à fait semblables aux exemplaires des îles Mariannes; leur longueur varie entre 25 et 35 mm., leurs œufs mesurent $\frac{550 \mu}{350 \mu}$.

Lot n° 6 : Taïti, rivière de Faa (M. SEURAT); 2 femelles assez semblables aux types de l'*A. brevirostris*; 25 et 30 mm.: œufs $\frac{560 \mu}{380 \mu}$ et $\frac{580 \mu}{400 \mu}$.

Lot n° 6 : I. Samoa (H. FILHOL); 6 exemplaires, 4 femelles ovigères et 2 mâles semblables aux types de l'*A. brevirostris*, mais avec les épines antennulaires et les angles antéro-inférieurs de la carapace largement obtus; longueur de 28 à 33 mm.; œufs $\frac{550 \mu}{320 \mu}$. Les mâles sont plus petits que les femelles.

4° *Atya robusta* A. MILNE-EDWARDS 1864. — Cette espèce fort caractéristique n'a pas été signalée, que je sache, depuis l'époque où mon regretté maître, A. MILNE-EDWARDS, l'a décrite et figurée. Les deux exemplaires types de cet auteur se trouvent encore au Muséum; ce sont deux magnifiques mâles qui mesurent l'un et l'autre 90 mm. environ, de la pointe du rostre à l'extrémité de la nageoire caudale. Leur rostre (fig. 21) atteint l'extrémité du premier article des pédoncules antennulaires, mais la saillie lamellaire et pointue de cet article ne va pas aussi loin; l'angle antéro-inférieur de l'article basilaire des antennes se détache sous la forme d'une saillie trian-

gulaire aiguë. Très caractéristiques de cette espèce sont les saillies lisses et squamiformes qui ornent le métropodite et le carpe des pattes III et IV : ces saillies sont frangées en avant et sur les côtés par une bordure de poils, on les retrouve sur les propodites et sur toute la longueur des pattes V, mais alors plus réduites et souvent terminées par une pointe cornée. La carapace est glabre, criblée de petites dépressions méandriques ; on y voit de chaque côté un sillon supra-branchial, un sillon médian impair et quelques impressions symétriques qui correspondent sans doute à des muscles. Les épipodites des pattes IV sont très normalement développés.

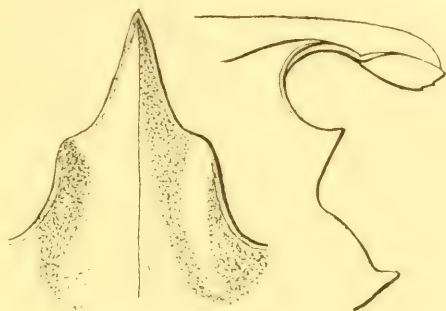


FIG. 21. — *Atya robusta* A. M.-EDW.

On ne connaît pas cette espèce en dehors de la Nouvelle-Calédonie.

5° *Atya occidentalis* NEWPORT 1847. — C'est à juste titre que M. Pocock (*Ann. of Nat. Hist.*, 1889, p. 11-16) considère cette espèce comme indépendante de l'*A. scabra* à laquelle l'ont réunie la plupart des auteurs, y compris M. ORTMANN ; elle est bien plus voisine de l'*A. robusta* dont elle présente encore, quand sa taille est grande, les remarquables tubercules lisses. La forme de son rostre (fig. 22) est d'ailleurs très caractéristique. J'insiste sur ces deux traits, qui me paraissent fondamentaux, et je renvoie pour le reste à la longue et minutieuse description donnée par M. Pocock qui a comparé entre eux 32 exemplaires de toute taille et de tout âge, capturés à la Dominique.

Les spécimens du Muséum (M. BELLANGER, M. CHAFFANJON) sont presque aussi nombreux et remarquablement variés ; ils comprennent surtout des mâles, et quelques femelles ovigères beaucoup plus petites. Les plus grands mâles mesurent 95 mm. de longueur, c'est-à-dire la taille des types de l'*A. robusta* ; mais leurs formes sont plus élancées et leurs pattes III notablement moins fortes. J'ai sous les yeux deux femelles très petites (l'une a 57 mm. de

longueur, l'autre 67 mm.); elles se distinguent toutes deux par la gracilité de leurs trois paires de pattes ambulatoires et par le très faible développement des saillies que présentent ces pattes; leurs œufs mesurent $\frac{500 \mu}{330 \mu}$. M. Pocock donne les dimensions d'un spécimen, sans doute un grand mâle, dont la longueur atteint 117 mm.

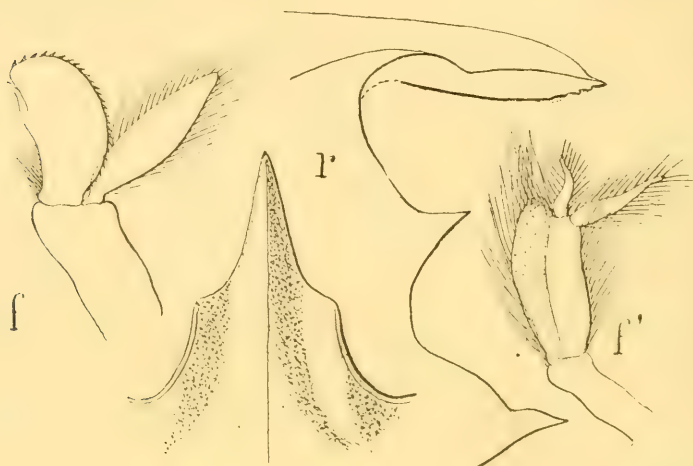


FIG. 22. — *Atya occidentalis* NEWP., de la Martinique; pléopode antérieur *f* d'un mâle et *f''* d'une femelle.

« Dans la femelle, dit M. Pocock, le premier pléopode se termine par deux processus rétrécis (pointed), au-dessous desquels l'appendice est lamelliforme et frangé de poils; dans le mâle, l'endopodite et l'exopodite sont bien développés et subégaux ». Comme le montrent les figures ci-jointes (fig. 22), qui pourraient presque s'appliquer tout aussi bien à d'autres espèces du genre, cette description est assez exacte, mais trop peu précise. Les pléopodes antérieurs (*f''*) de la femelle se distinguent des suivants: 1^o par le bien plus grand développement de leur article basilaire; 2^o par la structure plus lamelleuse de leur article suivant (l'article ovifère) qui se recourbe en gouttière; 3^o par la réduction considérable de l'endopodite qui ne présente pas sur son bord interne, comme les pattes suivantes du mâle et de la femelle, une sorte de stylet annexe; 4^o par le rétrécissement de l'exopodite. Dans le mâle (*f*), l'exopodite des pléopodes antérieurs est normalement développé, mais l'endopodite devient large, se tord quelque peu et porte une bordure de courtes spinules;

d'ailleurs il présente un rudiment modifié du stylet des suivantes.

L'espèce paraît propre aux Antilles ; on l'a signalée à la Jamaïque, à la Dominique, à la Martinique et à Saint Thomas ? (Muséum).

5° *Atya intermedia* Bouv. 1904. — Les caractères (fig. 23) qui distinguent cette espèce des formes voisines (*A. robusta*, *A. scabra*) sont très nettement mis en évidence dans le tableau dichotomique du genre. Je dois ajouter que l'*A. intermedia* diffère de toutes les grandes Atyes par la gracilité remarquable de ses pattes ambulaires qui, malgré la grande taille des spécimens, ressemblent à

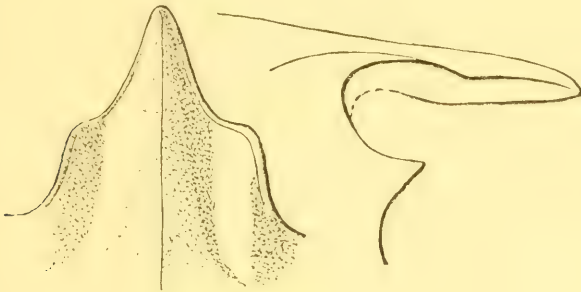


FIG. 23. — *Atya intermedia* Bouv.

celles des jeunes ou des petites espèces. Le tableau comparatif suivant montre à quel point ces différences sont importantes.

	INTERMEDIA		ROBUSTA	SCABRA		AFRICANA
	♂ de 88 mm.	♂ de 70 mm.	♂ de 90 mm.	♂ de 85 mm.	♂ de 71 mm.	♂ de 117 mm.
Longueur de la patte III	45 mm.	36 mm.	56 mm.	48 mm.	36 mm.	72 mm.
Longueur du méropodite de cette patte	23 mm.	18 mm.	28 mm.	25.5	17.5	12 mm.
Largeur du méropodite de cette patte.	5 mm.	3.20	9 mm.	9.5	6.25	34 mm.
Longueur du carpe de cette patte....	10 mm.	6.3	13 mm.	12 mm.	8 mm.	17 mm.
Largeur du carpe de cette patte.....	3.25	2.2	5 mm.	6 mm.	4.2	7 mm.
Longueur de la patte IV.....	37 mm.	30 mm.	45 mm.	33 mm.	30 mm.	»
Largeur du méropodite de cette patte.	3.6	2.3	6 mm.	4.8	3.5	5.7
Longueur de la patte V.....	»	29 mm.	39 mm.	29 mm.	»	»
Largeur du méropodite de cette patte.	3 mm.	2 mm.	3.25	3.25	3 mm.	4 mm.

Les tubercules des pattes ambulateires sont naturellement de dimensions réduites ; marginés en avant par une frange de courts poils comme dans l'*A. robusta*, ils sont cornés au sommet comme dans l'*A. scabra*, mais à un degré beaucoup moindre. La carapace est nue, ornée de ponctuations irrégulières peu profondes, d'ailleurs semblable à celle de l'*A. robusta*. Les formes sont moins trapues que dans les autres grandes *Atya*.

Cette espèce provient de l'île San-Thomé, dans l'Afrique occidentale. Les quatre exemplaires types sont des mâles que M. NOBRE a offerts au Muséum.

6° *Atya africana* Bouv. 1904. — Cette espèce se distingue (fig. 24) de la précédente par son rostre plus grêle et plus aigu, par sa carène rostrale supérieure absolument droite jusqu'à la pointe, par sa carène

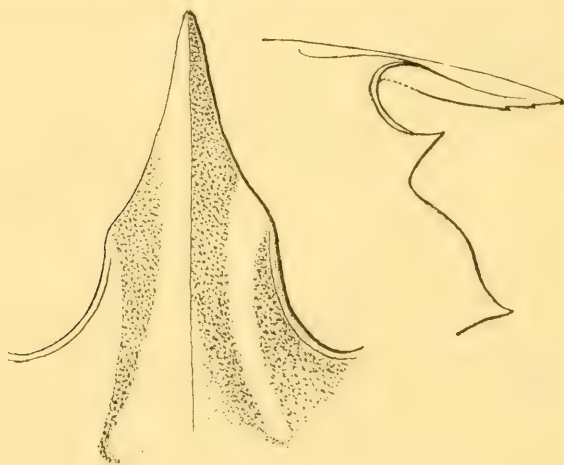


FIG. 24. — *Atya africana* Bouv.

ventrale denticulée en avant et par l'énorme développement de ses pattes de la 3^e paire (voir le tableau ci-dessus). Ces appendices et les suivants sont couverts de nombreuses saillies cornées à leur sommet qui est obtus, et très irrégulièrement disposées ; il y a une petite épine mobile en avant près du bord inférieur des mérupodites de ces pattes. La carapace présente des ponctuations assez régulières, outre les lignes et impressions décrites dans l'*A. robusta*.

Cette espèce est représentée par un grand mâle capturé dans la rivière Ogooué (M. MARCHE).

7° *Atya scabra* LEACH 1815 (= *A. mexicana* WIEGM. 1836, *A. sulcatipes* NEWP. 1847, *A. rivalis* et *A. tenella* SMITH 1871, *A. punctata* KINGSLEY 1878, *A. margaritacea* A. MILNE-EDWARDS 1864). — La synonymie précédente est relevée d'après M. ORTMANN, d'ailleurs avec deux modifications importantes : contrairement à M. ORTMANN, j'ai enlevé de cette synonymie l'*A. occidentalis* NEWP. qui me paraît bien caractérisée comme espèce distincte ; et d'autre part, j'identifie l'*A. margaritacea* A. MILNE-EDWARDS avec l'*A. scabra*. Cette dernière identification ne me paraît pas douteuse, et l'on peut même dire que les trois spécimens types de l'*A. margaritacea* (fig. 25, *M*) comptent parmi les *Atya scabra* les plus normales de la collection du Muséum.

L'*A. scabra* se distingue de toutes les espèces précédemment étudiées par divers caractères fort accentués (voir le tableau dichotomique), notamment par la carène dorsale du rostre qui est déprimée à la base, par ses échancrures rostrales latérales dont les bords postérieurs sont plus ou moins dirigés en avant, par la saillie dentiforme qui limite cet angle, par le rétrécissement presque toujours notable de la base du rostre, par la forte saillie, la sériation longitudinale et la médiocre abondance des tubercules des pattes ambulatoires, tubercules qui sont longuement cornés dans leur partie terminale. Outre les sillons et les impressions caractéristiques des grandes *Atya*, cette espèce présente encore sur la carapace des

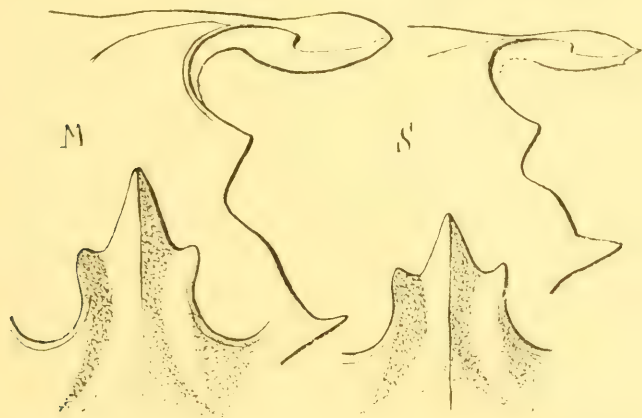


FIG. 25. — *Atya scabra* LEACH : *S* exemplaire de Naricual, *M* type d'*A. margaritacea*.

tomique), notamment par la carène dorsale du rostre qui est déprimée à la base, par ses échancrures rostrales latérales dont les bords postérieurs sont plus ou moins dirigés en avant, par la saillie dentiforme qui limite cet angle, par le rétrécissement presque toujours notable de la base du rostre, par la forte saillie, la sériation longitudinale et la médiocre abondance des tubercules des pattes ambulatoires, tubercules qui sont longuement cornés dans leur partie terminale. Outre les sillons et les impressions caractéristiques des grandes *Atya*, cette espèce présente encore sur la carapace des

punctuations ovalaires et quelques poils. Comme de coutume dans les grandes espèces du genre, les femelles sont bien plus petites que les mâles; ainsi, les deux mâles types de l'*A. margaritacea* mesurent respectivement 85 mm. et 71 mm., tandis que la femelle qui les accompagne atteint au plus 55 mm.; cette dernière porte des œufs qui mesurent en moyenne $\frac{510}{310} \mu$.

Outre les trois exemplaires précédents, qui proviendraient de la Nouvelle-Calédonie, la collection du Muséum possède de nombreux représentants de cette espèce; ces derniers ont été recueillis à Victoria, en Australie, (baron VON MÜLLER), au Darien (M. GEAY), à San Esteban au Venezuela (M. EUGÈNE SIMON) à Naricual (M. CHAPER), à Oaxaca au Mexique (M. SALLÉ), aux îles du Cap Vert (M. DE CESSAC, M. BARBOZA DU BOCAGE), à l'île Fernando-Po et à l'île San-Thomé (A. NEGREIROS). Le Muséum possède aussi deux magnifiques exemplaires à carapace très rugueuse, sans aucune indication de localité.

L'espèce a été en outre signalée dans la plupart des îles des Antilles et en de nombreux points de l'Afrique occidentale (voir à ce sujet M^{lle} J. RATHBUN, 1900, 313 et 1901, 119); mais il est probable que beaucoup de spécimens des Antilles appartiennent à l'*A. occidentalis* et que plusieurs des spécimens africains se rapportent à l'*A. intermedia* et à l'*A. africana*. Ce n'est pas le cas, toutefois, pour la forme du Cameroun décrite et figurée par M. AURIVILLIUS (1898, 14, Taf. III, fig. 5-8) sous le nom d'*A. margaritacea* var. *claviger*; cette forme, incontestablement, est une *Atya scabra* bien caractérisée.

Dans une note annexée à son mémoire, M. ORTMANN (1891, 408) a présenté quelques observations, en partie fondées, à propos des deux espèces, *A. robusta* et *A. margaritacea*, établies en 1864 par A. MILNE-EDWARDS, pour des exemplaires de Nouvelle-Calédonie:

Les différences, dit-il, entre les espèces néo-calédoniennes *A. margaritacea* et *robusta*, et l'*A. scabra* des Indes occidentales, sont très douteuses, étant donné que le péréiopode antérieur de cette dernière forme présente quelques poils sur le merus. Je suppose que la localité indiquée par MILNE-EDWARDS pour *margaritacea* et *robusta* n'est pas correcte ». On sait maintenant qu'il convient d'identifier l'*A. margaritacea* avec l'*A. scabra*, mais que l'*A. robusta* est un type bien distinct. A propos de la localité, il pourrait bien

se faire que M. ORTMANN eût raison, mais cela n'est pas certain. Les exemplaires types d'*A. margaritacea* et d'*A. robusta* portent le numéro 324-62 qui correspond, d'après les registres du laboratoire, à un lot d'Arthropodes achetés en 1862 à un marchand naturaliste de Paris, M. ELOFFE. Évidemment, le dire d'un marchand ne vaut pas l'étiquette du voyageur qui a récolté lui-même, et il se pourrait que les types décrits par A. MILNE-EDWARDS, pour les deux espèces précédentes, ne soient pas néo-calédoniens. Mais il est possible aussi qu'ils aient bien cette origine ; le Muséum n'a-t-il pas reçu du regretté baron VON MÜLLER deux exemplaires fort normaux de l'*A. scabra* capturés en Australie ?

Les deux exemplaires recueillis à San Esteban, par M. E. SIMON, présentent un réel intérêt à cause de leur faible taille ; tous deux sont d'ailleurs parfaitement mûrs, la femelle ayant des œufs et le mâle des appendices sexuels (pléopodes antérieurs) normalement développés et d'ailleurs identiques, ou peu s'en faut, à ceux de l'*A. occidentalis*. Or ces exemplaires sont de la taille de certains représentants volumineux des mutations ortmanniennes : le mâle mesure exactement 38 millimètres de la pointe du rostre à l'extrémité du telson, la femelle 35 millimètres. D'ailleurs ces spécimens sont très caractéristiques, et leurs pattes ambulatrices antérieures, surtout dans le mâle, déjà volumineuses. Les saillies tuberculeuses de ces pattes sont évidemment peu fortes, mais leur sériation et leur pointe cornée commencent à se faire sentir ; au surplus, les épines mobiles et les lignes pilifères de ces pattes et de celles des deux paires suivantes ressemblent tout à fait aux mêmes ornements des *Ortmannia*. Les œufs de la femelle de San Esteban mesurent $\frac{650 \mu}{370 \mu}$.

8° *Atya gabonensis* GIEBEL 1875 (*Euatya sculptilis* KÖLBEL 1884, *Atya sculptata* ORTMANN 1890). — Cette espèce (fig. 26) est certainement la plus belle, la plus grande et la mieux caractérisée de toutes celles qui constituent le genre. Le Muséum possède une femelle qui mesure près de 130 millimètres, et une autre à peine plus petite : le même lot (celui de M. le Dr COPPIN) contient également un mâle bien adulte dont la taille dépasse à peine 100 millimètres. Dans tous ces exemplaires, les très nombreuses saillies des pattes ambulatrices se terminent par une sorte d'ongle corné, notamment sur les pattes ambulatrices antérieures qui sont démesurément fortes ;

les pattes des deux paires suivantes sont réduites et d'ailleurs longuement pileuses. A signaler deux saillies spiniformes lisses et



FIG. 26. — *Atya gabonensis* GIEB., grande ♀.

jaunes qui occupent le bord inféro-interne des pattes ambulateurs antérieures, l'une en avant sur le mérupodite, l'autre vers le milieu du carpe ; ces deux épines se rencontrent exactement quand le carpe est rabattu contre le propodite, elles constituent certainement une arme et concourent à maintenir l'aliment près de la bouche.

Cette espèce a été signalée au Gabon (GIEBEL) et à Orinoco, Mexique (KÖLBEL). Le Muséum l'a reçue de Kayes (M. COPPIN), des chutes de Félou et du Soudan (M. le général ARCHINARD) ; certains exemplaires du Félou sont énormes, d'autres de faible taille.

9° *Atya crassa* S.-I. SMITH 1871 et *A. Poeyi* GUÉRIN-MÉNEVILLE 1857. — Ces deux espèces sont fort rares et le Muséum n'en possède aucun spécimen ; la première a été signalée au Nicaragua (SMITH) et au Mexique (KÖLBEL) ; la seconde n'est pas connue en dehors de Cuba. M. ORTMANN (1894, 186) tient l'*A. Poeyi* pour une espèce douteuse, et à cause de ses dimensions réduites, la considère comme l'état jeune de quelque *Atya* des Indes occidentales. C'est possible ; en tous cas l'*A. Poeyi* appartient au même type que l'*A. crassa* par sa carène rostrale supérieure qui est nettement dentée en scie.



CONCLUSIONS.

Ce mémoire n'est pas une simple étude systématique; il fait connaître les variations diverses et parfois très curieuses de l'œuf chez les Atyidés, quelques particularités relatives à la distribution géographique de cette famille, bon nombre de formes nouvelles dont certaines sont tout à fait suggestives, enfin et surtout les mutations qui permettent au groupe d'évoluer vers ses formes supérieures. Il ne sera pas inutile d'insister sur chacun de ces résultats.

1^o Étude systématique. — Ce travail complète et, je pense, perfectionne quelque peu, les études systématiques antérieures d'A. MILNE-EDWARDS, de M. KINGSLEY, de M. DE MAN et de M. ORTMANN. Les espèces animales connues deviennent chaque jour plus nombreuses, et l'observation démontre que chacune possède en propre son histoire évolutive et biologique; dans un travail quel qu'il soit, il est donc nécessaire de fixer très exactement la nature spécifique de l'être que l'on étudie. A ce point de vue et dans les limites de la famille étudiée, le présent mémoire rendra peut-être quelques services.

2^o Variations du volume de l'œuf. — M. DE MAN a étudié les variations du volume de l'œuf dans quelques formes de la famille et particulièrement dans la *Caridina Wycki*. J'ai singulièrement étendu ces observations et je crois pouvoir en tirer les conclusions suivantes qui sont propres aux Atyidés :

1^o Les variations du volume de l'œuf n'obéissent à aucune loi générale applicable à toute la famille; elles se limitent à tel ou tel genre et à telle ou telle espèce; d'ailleurs elles sont indépendantes de l'habitat, contrairement à ce que l'on observe dans certains Crustacés abyssaux et chez le *Palaeomonetes varians*; 2^o Chez toutes les formes primitives, les œufs sont de petite taille, non seulement dans le groupe tout entier, mais dans chaque genre étudié isolément; d'ailleurs les œufs restent petits ou peu volumineux dans les

types les plus évolués du groupe, les *Ortmannia* et les *Atya*; 3° C'est dans le grand genre *Caridina* qu'on observe les variations les plus curieuses du volume de l'œuf: un des caractères de l'évolution de ce genre, c'est, en effet, l'augmentation considérable du volume des œufs à mesure qu'on s'éloigne des espèces primitives. J'ai montré ailleurs qu'il en est de même dans le groupe des Onychophores; 4° Dans une espèce en particulier, les variations du volume de l'œuf, au lieu d'être brusques comme on l'avait cru, s'établissent peu à peu par degrés progressifs. Telle est, du moins, la conclusion à laquelle m'ont conduit les observations relatives à la *Caridina Wycki* var. *paucipara*.

3° Distribution géographique. — M. ORTMANN a donné quelques aperçus intéressants sur la distribution géographique des Atyidés. Je ne reviendrai pas sur cette partie de son travail, mais je crois devoir la compléter par les observations suivantes: 1° Contrairement à l'opinion jusqu'alors admise, les *Atyaephyra* ne sont pas propres à l'Europe tempérée, elles abondent partout dans le nord de l'Afrique où on les avait confondues avec la *Caridina nilotica* Roux (*C. longirostris* Edw.) qui paraît y être fort rare; 2° La distribution des Caridines présente des caractères spécifiques manifestes: certaines espèces de ce genre sont étroitement localisées, d'autres, au contraire (*C. typa*, *C. Wycki*, etc.) ont une distribution géographique des plus vastes. Madagascar possède une espèce presque cosmopolite, la *C. typa*, et de nombreuses formes spéciales. D'ailleurs les Caridines semblent faire défaut dans tout le versant américain de l'Atlantique; 3° Beaucoup plus vaste est la distribution géographique des genres *Ortmannia* et *Atya*; ces Atyidés sont vraisemblablement répartis dans toute la région tropicale; 4° Les *Ortmannia* sans mutations connues (*O. americana*, *O. potimirim*, *O. mexicana*) occupent précisément les régions américaines où l'on n'a pas signalé de Caridines; il est possible dès lors qu'elles résultent de la transformation de ces dernières en une forme fixée, qui d'ailleurs se rapproche des Caridines par la longueur et la faible échancrure du carpe des pattes des deux paires antérieures; 5° Les *Ortmannia* caractérisées par leurs mutations atyennes se trouvent au contraire dans toutes les régions occupées par des Caridines; l'observation prouve qu'elles sont issues de ces dernières et, qu'au lieu de se fixer à l'état ortmannien, elles se

transforment actuellement en *Atya* ; 6° Ces dernières sont répandues dans toutes les régions tropicales du globe, voire dans le bassin atlantique américain où elles représentent vraisemblablement les *Ortmannia* du second groupe dont l'évolution est achevée ; d'ailleurs certaines *Atya* ont une distribution géographique étendue (*A. scabra*), tandis que d'autres occupent une aire restreinte (*A. occidentalis*).

4° Formes nouvelles. — Les formes nouvelles que j'ai fait connaître m'ont permis d'établir quelques-uns des résultats précédents. Certaines présentent un haut intérêt (*Caridina apiocheles*, *Ortmannia Alluaudi*) parce qu'elles mettent en évidence le phénomène des mutations qui donne à l'étude du groupe une si haute importance.

5° Mutations, évolution de la famille. — Dans tous les genres peut-être, mais à coup sûr chez les *Caridina* et les *Ortmannia*, certaines espèces sont arrivées à un degré d'évolution tel que leur équilibre spécifique est instable, et qu'elles donnent indifféremment des individus de leur type ou des individus très semblables, mais qui présentent tous les caractères du genre immédiatement supérieur. Ainsi la *Caridina apiocheles* donne des individus de son type ou des individus ortmanniens qui représentent sa mutation *Edwardsi* ; de même l'*Ortmannia Alluaudi* fournit des spécimens du type atyen qui constituent la mutation *serrata* (*Atya serrata* des auteurs) et l'*O. Henshawi* des individus également atyens dont on doit faire la mutation *bisulcata* de l'espèce (*Atya bisulcata* des auteurs). L'instabilité spécifique de ces formes se manifeste par une variation remarquable de tous les caractères génériques, caractères qui se limitent exclusivement à la taille, à la grosseur des pattes ambulatoires, surtout à la forme du carpe et de la pince des deux paires de pattes antérieures. Au cours de sa généalogie, l'espèce a sans doute accumulé une grande puissance d'évolution, qu'elle dépense actuellement en divers sens pour atteindre le type générique supérieur où elle doit se fixer, une certaine période du moins. On peut comparer ce phénomène à l'accumulation de puissance qui se produit chez les jeunes êtres et qui se manifeste brusquement par la maturité sexuelle, ou encore à la longue gènesé de certaines maladies qui se développent tout à coup. Quoi qu'il en soit, les mutations des

Atyidés se produisent brusquement, au cours de variations multiples, qui sont des essais de l'espèce dans la réalisation du type supérieur. Je donne à ces phénomènes le nom de *mutations évolutives*, parce qu'on ne saurait douter qu'ils sont les moyens par lesquels se produit l'évolution du groupe ; ils sont d'ailleurs surtout caractérisés par une répétition métamérique, les pattes de la seconde paire acquérant la situation et les formes des pattes de la première.

Etant donnée la loi de DELBŒUF ⁽¹⁾, il est clair que toute espèce frappée de mutation pourra disparaître comme telle et passer au type générique supérieur, qui est celui de sa mutation. Peu nombreux d'abord, les individus de ce dernier type iront en se multipliant et, à *moins de nécessités biologiques spéciales*, pourront remplacer totalement les individus de la forme primitive. Actuellement, la *Caridina apiocheles* se trouve à l'origine de sa transformation ortmannienne, car les exemplaires ortmanniens y paraissent être d'une rareté extrême ; au contraire l'*Ortmannia Alluaudi* et l'*O. Henshawi* sont en pleine évolution atyenne, d'ailleurs avec des différences considérables suivant les lieux, l'évolution étant peu avancée en certains points et peut être absolument complète en certains autres. La forme supérieure une fois atteinte d'une manière définitive, c'est-à-dire sans survivants de l'espèce génératrice, le nouveau type se fixe et évolue suivant des lois qui lui sont propres ; dans le genre *Atya*, notamment, cette évolution a pour caractère un fort accroissement dans la taille, une exagération dans la lourdeur des formes et de grandes différences dans la force des pattes ambulatoires. Il suffit d'examiner ces divers caractères pour mesurer la distance qui sépare une espèce d'*Atya* du type ortmannien dont elle est issue ; l'*Atya moluccensis* est évidemment une forme très primitive, tandis que l'*Atya robusta*, l'*Atya scabra* et l'*Atya gabonensis* sont des espèces à évolution très avancée.

Ainsi, les *mutations évolutives* nous montrent comment peuvent se former des types nouveaux par la transformation de types plus anciens. Actuellement l'*Ortmannia Henshawi* et l'*O. Alluaudi* sont représentées par des individus de deux sortes, les uns à pinces fendues jusqu'à la base, les autres à pinces normales ; « si ces espèces vivaient en société, les individus de chaque type pourraient être appelés à jouer dans la colonie un rôle spécial, et à coup sûr les

(1) Voir A. GIARD, *Controverses transformistes*, Paris, 1904, p. 121.

caractères qui les distinguent iraient en s'exagérant par la suite. Ne pourrait-on expliquer de la sorte la mystérieuse présence des individus polymorphes dans les sociétés de Fourmis et de Termites ? et le point du départ du polymorphisme de ces formes ne serait-il pas une mutation semblable à celle des Atyes » (BOUVIER 1904^a, 449). Dans ce cas, évidemment, les nécessités biologiques auxquelles je faisais allusion plus haut, s'opposent à la disparition totale de la forme primitive.

Ces faits sont analogues à ceux que M. DE VRIES a signalés dans le règne végétal, mais ils suivent les règles de l'évolution naturelle du groupe et conduisent à la formation de types génériques très distincts, au lieu de se limiter à l'établissement de ces subdivisions de l'espèce linnéenne qu'on appelle des petites espèces. Dans notre famille, en effet, ils frappent toujours les caractères essentiels, qui tous ont trait à la taille et à la structure des pattes proprement dites. Il est probable que des mutations évolutives analogues ne se limitent pas à la famille qui nous occupe ; mais tous les groupes ne se prêtent pas à des études semblables, parce que chez beaucoup la période de transformation est sans doute momentanément close. En tous cas, pour aborder des recherches de cette sorte, on doit ne se laisser rebuter, ni par la minutie des observations, ni par leur multiplicité. C'est en étudiant en détail, et appendices par appendices, *tous les individus* de la collection du Muséum que j'ai pu observer le polymorphisme si suggestif de la *Caridina apiocheles*.

J'ai montré plus haut que les phénomènes précédents ne peuvent être attribués à des différences d'âge et de taille ; on a vu également qu'ils sont indépendants du sexe. Seraient-ils le résultat d'hybridations entre Caridines et Ortmannies d'un côté, entre Ortmannies et Atyes de l'autre ? Cela me paraît peu probable, d'abord parce ces phénomènes n'ont rien d'analogue dans le règne animal, parce qu'ils sont d'une généralité beaucoup trop grande dans les espèces où ils se manifestent, ensuite parce que, dans ces espèces, les variations irrégulières ne frappent jamais les individus du type supérieur et se manifestent seulement chez les autres ; ainsi les variations des pinces et des carpes sont grandes dans l'*Ortmannia Alluaudi* et l'*Ortmannia Henshawi*, tandis qu'il est difficile d'en constater, mêmes de très légères, dans les mutations atyennes de ces espèces. Abstraction faite des caractères

génériques, il y a une telle identité entre l'espèce et sa mutation qu'on éprouve quelque peine à croire que l'hybridation serait unilatérale ⁽¹⁾, et d'ailleurs l'hybridation unilatérale aurait pour résultat de produire des individus très variés dans la mutation comme dans l'espèce génératrice.

Je ne crois pas que ces formes proviennent d'une hybridation, mais je crois bien moins encore qu'elles sont indépendantes et sans autres liens que des liens génériques. Je ne crois pas en d'autres termes que l'*Ortmannia Alluaudi* et la forme *serrata*, ou *Atya serrata* des auteurs, soient deux espèces distinctes; j'en dis autant de l'*O. Henshawi* et de la forme *bisulcata* ou *Atya bisulcata* des zoologistes. Considérer ces formes comme des espèces indépendantes, c'est bien certainement une explication fort simple (encore qu'elle ne donne pas la genèse du genre *Atya*) et c'est d'ailleurs la seule qu'on ait proposé jusqu'ici. Mais en dehors des caractères génériques, il y a une telle identité entre les deux formes, un tel mélange de ces formes dans les lieux les plus divers, qu'il m'est absolument impossible de ne pas les attribuer au même type spécifique; elles ont, au surplus, cet air de famille, ce facies propre, indéfinissable, mais très réel, qui, bien avant l'examen détaillé des caractères, fait reconnaître au zoologiste une espèce parmi les autres.

Nous voici donc, à mon avis, en présence d'un groupe où maintes espèces sont en pleine période de transformation et passent sous nos yeux d'un genre à l'autre. Ces espèces oscillantes sont d'un haut intérêt, parce qu'elles nous donnent la preuve, non faite jusqu'ici, de la transformation évolutive d'une espèce d'un genre en une autre espèce d'un autre genre. Il sera facile de vérifier le fait sur le vivant soit aux îles Sandwich, en étudiant l'*Ortmannia Henshawi*, soit dans les îles de l'Océan indien avec l'*O. Alluaudi*. Un de mes amis, M. GEAY, actuellement à Madagascar, cherche à s'occuper de cette dernière espèce.

(1) Par hybridation unilatérale il faut entendre le croisement de l'un des sexes d'une forme avec le sexe opposé de l'autre; dans l'hybridation bilatérale les deux sexes des deux formes peuvent se croiser indifféremment.

ANNEXE

Les tableaux de ce travail étaient déjà composées lorsque j'ai reçu de M. JEAN ROUX, Assistant au Musée de Bâle, un travail sur les « Décapodes d'eau douce de Célèbes (genres *Caridina* et *Potamon*) ». Publié dans la *Revue Zoologique Suisse* (T. XII, 1904), ce travail renferme la liste des 14 espèces ou variétés de Caridines qui se trouvent dans les eaux douces des Célèbes, la description de deux formes spécifiques et d'une variété nouvelles, enfin des considérations intéressantes sur l'origine et la distribution des Crevettes du genre Caridine.

L'une des espèces nouvelles décrites par M. Roux (p. 547, fig. 8-10) est la *C. opaensis*, du lac Opa. Cette espèce me paraît tenir à la fois de la *C. togoensis* var. *Decorsei* et de la *C. laevis*; elle se rapproche de la première par la longueur du doigt des pattes V et par son rostre qui est inerme dans la partie terminale; elle tient de la seconde par la longueur de ce dernier qui atteint au plus la base du dernier article des pédoncules antennulaires. Sa formule rostrale $\frac{5 + 12 - 4 + 13}{3 - 4}$ est plus simple que celle des deux espèces.

La seconde espèce nouvelle habite le lac Lindu et a été nommée pour ce fait *C. linduensis* (p. 541, fig. 1-4). Elle est très voisine de la *C. Davidi* dont elle se distingue: 1° par son rostre moins infléchi, plus relevé à la pointe et d'ailleurs notablement plus allongé (il atteint pour le moins l'extrémité des pédoncules antennulaires), 2° par le carpe moins échancré de ses pattes antérieures et celui plus long des pattes de la deuxième paire, 3° enfin par la faible longueur du doigt des pattes postérieures, doigt qui ne mesure pas le tiers de la longueur du propodite. La formule rostrale de cette espèce est $\frac{7 - 13}{2 - 6}$.

M. Roux décrit également une variété nouvelle de la *C. pareparensis*, variété qui se distingue principalement de l'espèce type par son armature rostrale réduite et tout entière localisée sur le rostre $\frac{6 - 10}{1 - 3}$. En conséquence, cette variété a reçu le nom de *parvidentata*.

M. Roux développe ensuite un certain nombre de considérations intéressantes : 1^o avec M. ORTMANN, il pense que les Atyidés sont issus des Acanthéphyridés ; 2^o avec le même auteur et contrairement aux opinions émises par M. MAX WEBER, il considère ces Crevettes comme des « animaux d'eau douce vrais », c'est-à-dire depuis très longtemps adaptés à la vie dans les eaux douces et non comme des formes qui résultent d'une adaptation récente ; 3^o avec M. ORTMANN, il croit que les rares espèces capables de vivre dans les eaux saumâtres ou marines (*C. Wycki*, *C. gracilirostris*) se réadaptent au milieu primitif et ne sont pas un reliquat des types marins ancestraux ; 4^o d'autre part il observe que les espèces munies d'œufs petits et nombreux ont une distribution géographique plus étendue que les autres, et il pense que la dissémination de ces formes s'effectue par l'eau de mer qui transporte leurs œufs ; 5^o enfin, avec M. le D^r F. SARASIN, il attribue la richesse faunistique des Célèbes en Caridines à la faible multiplicité des Poissons dans les eaux douces de cette partie du globe.



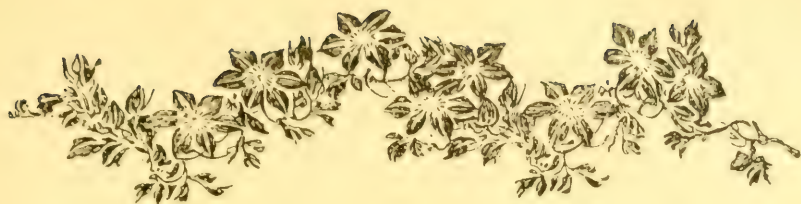
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

*complétant les indications données par M. ORTMANN
dans sa monographie de 1894* ⁽¹⁾.

-
1898. C.-W.-S. AURIVILLIUS. — Krustaceen aus dem Kamerun-Gebiete (*Bihang til K. Svenska Vet. Akad. Handlingar*, B. 24, Afd. IV, p. 1-31 ; Taf. I-IV ; 1898).
- 1904a. E.-L. BOUVIER. — Sur le genre *Ortmannia* RATHB. et les mutations de certains Atyidés (*Comptes rendus Acad. des Sciences*, vol. CXXXVIII, p. 446-449 ; 1904).
- 1904b. E.-L. BOUVIER. — Crevettes de la famille des Atyidés : espèces qui font partie des collections du Muséum d'Histoire naturelle (*Bull. du Muséum*, p. 129-138 ; 1904).
1898. L.-A. BORRADAILE. — On some Crustaceans from the South Pacific. — Part III. *Macrura* (*Proc. Zool. Soc. London*, p. 1000-1015, Pl. LXIII-LXV ; 1898).
1899. W.-T. CALMAN. — On two Species of Macrurous Crustaceans from Lake Tanganyika (*Proc. Zool. Soc. London*, p. 704-712, Pl. XXXIX-XL ; 1899).
1899. H. COUTIÈRE. — Sur quelques Macroures des eaux douces de Madagascar (*Bull. du Muséum*, p. 382-383 ; 1899).
1902. F. DOFLEIN. — Ostasiatische Dekapoden (*Abh. k. bayer. Akad. Wiss.*, II cl., B. XXI, p. 613-670, Taf. I-VI ; 1902).
1893. F. HILGENDORF. — Die von Herrn Dr Büttner im Togolande gesammelten Onisciden und zwei neue Macruren (*S. B. Ges. naturf. Berlin*, p. 152-157 ; 1893).
1895. S.-J. HOLMES. — Notes on West American Crustacea (*Proc. Calif. Acad. Sci.* (2), vol. IV, p. 563-588, Pl. XXI-XXII ; 1895).
1900. S.-J. HOLMES. — Synopsis of California Stalk-Eyed Crustacea (*Papers Cal. Acad. Sci.*, vol. VII, p. 1-256, Pl. 1-IV ; 1900).
1879. * J.-S. KINGSLEY. — On a Collection of Crustacea from Virginia, North Carolina and Florida, with a revision of the Genus of *Craugonidae* and *Palaemonidae* (*Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, p. 383-427, Pl. XIV ; 1879).
1896. J.-S. KINGSLEY. — On a new genus and two new species of Macrurous Crustacea (*Bull. Essex Inst.*, p. 95-99, Pl. III ; 1895).

(1) On a relevé, en les signalant par un astérisque, les mémoires les plus importants antérieurs au travail de M. ORTMANN.

1900. W.-F. LANCHESTER. — On some Malacostracous Crustaceans from Malaysia in the collection of the Sarawak Museum (*Ann. Nat. Hist.*, Sér. 7, vol. VI, p. 249-265, Pl. XII; 1900).
1901. W.-F. LANCHESTER. — On the Crustacea collected during the « Skeat » Expedition to the Malay Peninsula, together with a Note on the Genus *Actaopsis* (*Proc. Zool. Soc. London*, p. 534-586, Pl. XXIII-XXXIV; 1901).
1892. J.-G. DE MAN. — Decapoden des Indischen Archipels (*Zoolog. Ergeb. Reise niederl. Ost-Indien* de MAX WEBER; B. II, p. 265-527, Taf. XV-XXIX; 1892).
1898. J.-G. DE MAN. — Die decapoden Crustaceen des Süsswassers von Süd-Afrika (*Zool. Jahrb.*, Syst., B. X, p. 156-180).
1902. J.-G. DE MAN. — Die von Herrn Professor KÜENTHAL im Indischen Archipel gesammelten Dekapoden und Stomatopoden (*Abh. Senck. naturf. Ges.*, B. XXV, p. 467-929, Taf. XIX-XXVII; 1902).
1864. * A. MILNE-EDWARDS. — Revision des Crustacés macroures de la famille des Atyoidées (*Ann. Soc. ent. de France*, Sér. 3, vol. IV, p. 145-152, Pl. III; 1865).
1837. * H. MILNE-EDWARDS. — Histoire naturelle des Crustacés, t. II, 1837.
1900. G. NOBILI. — Decapodi e Stomatopodi Indo-Malesi (*Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova*, Sér. 2, vol. XX, p. 473-523).
1894. * A.-E. ORTMANN. — A Study of the systematic and geographical distribution of the Decapod family *Atyidae* KINGSLEY (*Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, p. 397-416).
1897. A.-E. ORTMANN. — Os Camarões da agua doce da America do Sul (*Rev. Mus. Paulista*, N. II, p. 173-216, Pl. I; 1897).
1889. * R. I. POCKOCK. — Contributions to our Knowledge of the Crustacea of Dominica (*Ann. Nat. Hist.*, Sér. 6, vol. III, p. 6-22, Pl. II; 1889).
1897. M. J. RATHBUN. — List of the Decapod Crustacea of Jamaica (*Ann. Inst. Jamaica*, vol. I, p. 1-46; 1897).
1900. M. J. RATHBUN. — The Decapod Crustaceans of West Africa (*Proc. U. S. Nat. Mus.*, vol. XXII, p. 271-316).
1901. M. J. RATHBUN. — The Brachyura and Macrura of Porto Rico (*U. S. Fish Com. Bull. for 1900*, vol. 2, p. 1-127 et 129-137, Pl. I et II).
1902. M. J. RATHBUN. — Japanese Stalk-eyed Crustaceans (*Proc. U. S. Nat. Mus.*, vol. XXVI, p. 23-55; 1902).
1902. E. SCHENKEL. — Beitrag zur Kenntniss der Dekapodenfauna von Celebes (*Verh. Naturf. Ges. Basel*, B. XIII, p. 485-585, Taf. VII-XIII; 1902).
1860. * W. STIMPSON. — Prodrômus descriptionis animalium evertibratorum. . . — Pars VIII, Crustacea Macrourea (*Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, p. 91-116; 1860).



SUR UN NOUVEAU CHAMPIGNON,
PARASITE DES COCCIDES DU GENRE *ASPIDIOTUS*

PAR

PAUL DOP.

CHARGÉ DE COURS A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE TOULOUSE.

Pendant l'année 1902, les feuilles des Cocotiers de la Martinique ont été attaquées par une maladie qui a fait craindre, par la rapidité de sa propagation, la disparition complète de ces végétaux dans l'île. Puis, brusquement, la maladie est entrée en décroissance et, au mois de février 1904, il était très difficile de rencontrer des Cocotiers malades. M. SAINT-YVES, ancien magistrat, adressa à cette époque des feuilles de Cocotier au laboratoire de pathologie végétale de la Faculté des Sciences de Toulouse, et M. le professeur PRUNET me confia l'étude de cette maladie. Je vais exposer rapidement les résultats de mes recherches.

La cause de la maladie est facile à établir, les feuilles malades étant recouvertes par les boucliers d'un insecte que j'ai déterminé comme un *Aspidiotus*, du groupe de l'*A. perniciosus*, mais intermédiaire entre les deux formes *A. ancylus* PUTNAM et *A. Forbesi* JOHNS. La maladie résulte donc d'une invasion des feuilles par un *Aspidiotus*. Sous quelle influence a-t-elle rapidement décliné et finalement disparu, telle est la question que j'ai cherché à résoudre.

Tous les boucliers que j'ai observés, aussi bien les boucliers mâles que les boucliers femelles, renfermaient des filaments

mycéliens mêlés à des conidies très nombreuses ; j'ai donc cherché à savoir si les *Aspidiotus*, n'avaient pas été parasités par un Champignon développé sur les feuilles. Cette hypothèse était d'autant plus vraisemblable que ROLFS a signalé, en Floride, un Ascomycète, le *Sphaerostilbe coccophila*, parasite de l'*Aspidiotus perniciosus* ⁽¹⁾.

L'examen des feuilles de Cocotier m'a permis de reconnaître à leur surface trois champignons : un *Penicillium* très voisin du *P. glaucum*, un *Fusarium* et une troisième espèce, qui seule m'a paru présenter des rapports avec les *Aspidiotus*. Le mycélium de de cette dernière espèce forme à la surface des feuilles de petites taches grises, mais ne paraît pas pénétrer dans les tissus de la feuille. C'est un Hyphomycète que je rapporte au genre *Hyalopus* CORDA, caractérisé par des conidies oblongues, enveloppées dans une sphère mucilagineuse portée à l'extrémité des filaments fertiles dressés.

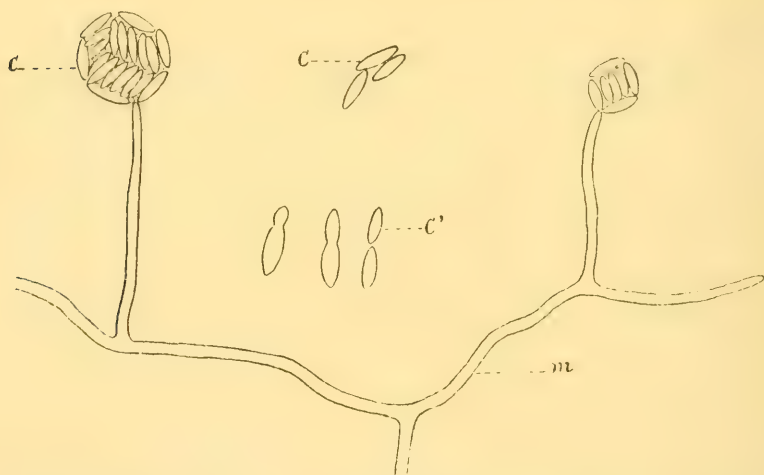


FIG. 1. — *Hyalopus Yeonis* sur *Aspidiotus perniciosus*; *m* mycelium, *c* conidies, *c'* conidies bourgeonnantes.

L'espèce que j'étudie s'éloignant de toutes les espèces décrites jusqu'à ce jour, je propose de créer, pour le *Hyalopus* du Cocotier,

(1) In SACCARDO, Sylloge fungorum, t. VII, p. 513.

une espèce nouvelle que j'appellerai *Hyalopus Yeonis*, du nom de M. SAINT-YVES (1).

Sa diagnose sera la suivante :

Hyalopus Yeonis, n. sp. — Sur feuilles de *Cocos nucifera*, de la Martinique. Mycelium incolore, non cloisonné, rampant, peu abondant, formant de petites taches grises. Filaments fertiles dressés, non cloisonnés et non ramifiés, terminés par une sphère mucilagineuse renfermant des conidies disposées d'une façon régulière. Conidies bourgeonnantes, oblongues, incolores, mesurant $4 \times 1 - 1,5 \mu$ (fig. 1).

Rapports du Champignon avec les *Aspidiotus*. — Le mycelium ne forme pas seulement des taches à la surface de la feuille, mais il envahit aussi les boucliers. Il suffit en effet de soulever un bouclier quelconque pour voir sa concavité remplie de filaments mycéliens et surtout de conidies bourgeonnantes. Quelques conidies sont encore enfermées dans la sphère mucilagineuse, d'autres sont libres, la sphère ayant été dissoute dans l'atmosphère chaude et humide où j'avais placé les feuilles.

Autour des insectes situés sous les boucliers, rayonnent quelques filaments portant les fructifications caractéristiques, mais dans le corps des insectes, qui étaient tous morts et avaient subi dans le transport un commencement de dessiccation, il ne m'a pas été possible d'observer de mycelium filamenteux. J'ai vu seulement des cellules oblongues, bourgeonnantes, tout à fait identiques aux conidies, comme forme, mais plus petites. J'ai pensé que ces cellules étaient une forme du champignon mais, cette fois-ci, une forme parasite, caractérisée par un mycelium divisé en cellules de levure bourgeonnantes, comme cela a lieu chez beaucoup d'autres Cham-

(1) Pendant l'impression de cette Note a paru l'ouvrage de M. GUÉGEN intitulé : « Les Champignons parasites de l'Homme et des Animaux » (Paris, 1904). Dans cet ouvrage, M. GUÉGEN signale une Mucédinée, qu'il appelle *Acrostalagmus coccidicola*, dont les conidies sont groupées d'une façon comparable à celles du *Hyalopus Yeonis*. Cette Mucédinée lui a paru être parasite sur une Coccide indéterminée fixée à la face inférieure des feuilles d'un arbrisseau du genre *Mikania* ? Cette espèce diffère de celle qui fait l'objet de la présente note par sa coloration, la présence de conidiophores ramifiés et verticillés à plusieurs degrés et l'absence de bourgeonnement des conidies.

pignons. La méthode des cultures et des inoculations expérimentales m'a permis de vérifier cette hypothèse.

Cultures. — On peut aisément obtenir des cultures pures par ensemencement de conidies. Pour cela on passe très légèrement une aiguille flambée sur une tache mycélienne ou sous un bouclier. Quelques sphères mucilagineuses se fixent à l'aiguille. On les dépose dans une goutte d'eau distillée que l'on examine au microscope. Les conidies mises en liberté se répandent dans la goutte d'eau et il est très facile de s'assurer qu'elles ne sont pas mélangées à des germes étrangers.

Un milieu de culture très favorable est la gélose sucrée à 5 % et additionnée de liquide de NEGELI. L'ensemencement étant fait avec des conidies, il se forme au bout de 8 à 10 jours une colonie qui s'étend peu en surface, et dont l'aspect est celui d'une croûte lisse jaune-orangé. Au début, la colonie est uniquement formée de cellules isolées bourgeonnantes, c'est-à-dire de cellules levure, qui sont sensiblement plus petites que celles observées dans le corps des *Aspidiotus*, mais qui, par leur forme et leur mode de bourgeonnement, leur sont tout à fait comparables. Quand le milieu commence à s'appauvrir en matière nutritive, de courts filaments mycéliens

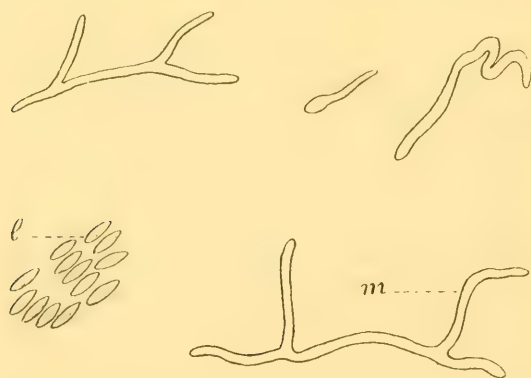


FIG. 2. — *Hyalopus Yvonis* en culture sur gélose sucrée; *l* forme levure
m mycelium.

apparaissent dans la culture (fig 2). Dans les cultures impures, renfermant par exemple le *Fusarium*, qui épuise très rapidement

le milieu, la forme filamenteuse apparaît plus vite, et le mycélium forme alors une couche extrêmement mince d'un gris soyeux.

La coloration rouge-orangé des cultures sur gélose sucrée, m'a paru tenir à la présence du glucose. En effet, cette coloration est d'autant plus accentuée que la gélose est plus glucosée.

La température optima des cultures sur gélose sucrée est environ 30°. De plus, la saturation de l'atmosphère par la vapeur d'eau paraît nécessaire au développement de ce Champignon. Ces deux conditions sont nettement en rapport avec le climat de la Martinique où le Champignon s'est développé.

Les cultures sur pomme de terre sont tout à fait comparables aux cultures sur gélose sucrée.

Dans la gélose additionnée de bouillon de haricot, de bouillon de courge, neutres ou acidifiés, le développement est extrêmement lent et ne s'accompagne d'aucune production de pigment colorant. Dans les milieux peptonisés, le développement est encore plus faible.

J'ai essayé de cultiver le Champignon dans un bouillon obtenu en faisant bouillir, dans du liquide de NÉGELI, des insectes voisins de l'*Aspidiotus perniciosus*. J'ai choisi à cet effet l'*A. Nerii*. Dans ce milieu, la forme mycélienne filamenteuse a apparu très rapidement, et 8 à 10 jours après l'ensemencement, la culture, de couleur grisâtre, présentait une grande quantité de filaments mycéliens enchevêtrés (fig. 3).

Ces cultures montrent par conséquent un polymorphisme très net du *Hyalopus Yvonis*. Dans certains milieux (gélose glucosée, pomme de terre), il se comporte comme une levure et devient tout à fait comparable à la forme observée dans le corps des *Aspidiotus*. Dans d'autres milieux (milieux épuisés, bouillon d'insecte), il donne au contraire un mycélium filamenteux. Ces observations permettent par conséquent d'identifier d'une façon précise le Champignon des feuilles, des boucliers et des insectes.



FIG. 3. — *Hyalopus Yvonis* en culture dans bouillon d'*Aspidiotus Nerii*.

Inoculations. — A défaut d'*Aspidiotus perniciosus* vivant, j'ai inoculé le Champignon à l'*Aspidiotus* du Laurier-rose (*A. Nerii*). Les inoculations n'ont réussi qu'avec la forme levure, et, à cet égard, les cultures sur pomme de terre m'ont paru être les plus virulentes. Le Champignon doit être introduit sous les boucliers, et le végétal en expérience est placé dans une atmosphère saturée à une température aussi voisine que possible de 30°. Au bout de 4 à 5 jours, la couleur des boucliers change ; de gris clair, elle passe au brun. Puis le bouclier se dessèche et tombe. Tous les tissus de l'insecte sont envahis par le Champignon.

En quelques points, se forment des filaments mycéliens ; je n'ai pu néanmoins obtenir la forme conidienne, telle qu'elle est réalisée sous les boucliers de l'*A. perniciosus*. Peut-être cela est-il dû à ce fait que le *Capnodium* de la fumagine envahit très rapidement les insectes tués et arrête ainsi le développement du *Hyalopus Yvonis*.

L'inoculation du *Penicillium* et du *Fusarium* n'ayant jamais réussi, je considère ces deux champignons comme simplement saprophytes sur les débris d'*Aspidiotus*.

De ces expériences il est possible de conclure que le *Hyalopus Yvonis* est véritablement parasite de l'*A. perniciosus*, quoique je n'aie pu faire la démonstration de ce parasitisme que sur un *Aspidiotus* voisin, l'*A. Nerii*. Ce Champignon, trouvant des conditions favorables à son évolution, a pu ainsi se propager très rapidement sur les Cocotiers malades de la Martinique, en parasitant les *Aspidiotus*, cause de la maladie, et c'est probablement par ce mécanisme que l'on peut expliquer la régression et finalement la disparition complète de la maladie. C'est là un fait biologique de la plus haute importance, qui montre comment l'action parasitaire d'un Champignon sur une Cochenille a sauvé d'une destruction probable les Cocotiers de la Martinique.





LES LÉPIDOPTÈRES LIMACODIDES
ET LEURS DIPTÈRES PARASITES, BOMBYLIDES
DU GENRE *SYSTROPUS*

ADAPTATION PARALLÈLE DE L'HÔTE ET DU PARASITE
AUX MÊMES CONDITIONS D'EXISTENCE ⁽¹⁾

PAR

J. KÜNGKEL D'HERCULAIS

Planches III et IV

Au cours de la mission que j'ai remplie dans la République Argentine (1898-1900), je me suis trouvé à même d'observer de singulières similitudes organiques existant entre l'hôte Lépidoptère et son parasite Diptère, et de reconnaître les conséquences physiologiques qu'avaient ces similitudes dans les actes de même nature que tous deux doivent accomplir.

Afin de faire ressortir l'originalité des phénomènes biologiques dont j'ai été témoin, il convient de faire un court historique.

C'est un naturaliste américain WALSH qui, le premier (février 1864), découvrit aux États-Unis que certains Diptères de la famille des Bombylides, appartenant au genre *Systropus*, étaient parasites des

(1) Ce mémoire est le développement, accompagné de figures, de la note préliminaire parue sous le même titre dans les *Compt. Rend. de l'Acad. des Sc.*, t. CXXXVIII, 1904 (20 juin) ; il est aussi une étude biologique des Bombylides, du genre *Anthrax* des auteurs, parasites des Lépidoptères, que nous rangeons dans un nouveau genre auquel nous donnons le nom d'*Aspiloptera*.

Lépidoptères de la famille des Limacodides⁽¹⁾. Cette observation, bien que succincte et fautive, une fois mise au point par OSTEN SACKEN⁽²⁾, devint fort intéressante, étant donné que l'on considérait à l'origine les Bombylides comme des parasites plutôt exclusifs des Hyménoptères tels que les Abeilles solitaires (*Chalicodoma*, *Anthophora*, *Osmia*)⁽³⁾;

(1) BENJ.-D. WALSH, On certain remarkable or exceptional Larvæ, Coleopterous, Lepidopterous and Dipterous, with Descriptions of several new Genera and Species, and of several Species injurious to Vegetation which have been already published in Agricultural Journals (*Proceed. of the Boston Soc. of Nat. Hist.*, t. IX, Boston, 1865, p. 286 à 308). *Lepidoptera* : LIMACODES HYALINUS, n. sp., p. 299 et 300. — Voici la traduction du passage relatif à l'observation faite par l'auteur américain : « Deux larves (chenilles), rencontrées sur le Chêne à l'automne de 1862, appartiennent selon toute apparence à une autre espèce alliée à *Limacodes pitheciun*, bien que je n'aie pu les élever, l'une étant morte après avoir filé et l'autre ayant donné naissance, de son cocon, le 4 août de l'année suivante, à une espèce commune de *Conops* (Diptera) avec le tiers médian de l'abdomen sanguin, peut-être *C. analis* Fabr. Nous appellerons ces larves *Limacodes* ? *tetradactylus* ».

Il n'est pas étonnant que WALSH ait pris le Diptère parasite pour un *Conops*, vu l'étrange ressemblance que les *Systropus* et les *Conops* ont entre eux ; dans toutes les collections de Diptères où les insectes sont groupés, sans être encore déterminés, les *Systropus* sont invariablement placés avec les Conopides.

Si le mimétisme des *Systropus*, à larves externes suçant l'hôte par une ouverture pratiquée dans le tégument, et des *Conops* à larves internes logées dans le corps même de l'hôte, est des plus remarquables, leur ressemblance avec certains Hyménoptères est aussi des plus singulières ; elle a frappé les naturalistes, aussi WESTWOOD a-t-il donné à certaines espèces des noms qui rappellent ces apparences : *Systropus ophioneus*, *polistoïdes*, *eumenoïdes*, *sphégoides*, *foenoides*.

(2) C.-R. OSTEN-SACKEN, Western Diptera. . . (*Bull. U. St. Geol. and Geogr. Survey of the Territ.*, t. III, 1877, p. 265). — C'est seulement 12 années après que le savant diptérologue releva en ces termes la méprise dans laquelle l'entomologiste américain était tombé : « La Mouche que m'a obligeamment communiquée M^r WALSH, après la publication de son article, n'est pas un *Conops*, comme il le croyait à l'époque, mais le *Systropus macer* LOEW ».

(3) Les recherches bibliographiques nous apprennent que de nombreux faits, démontrant les rapports étroits de certains Bombylides (*Anthrax morio* LINN. ou *semiata* MEIG., *Argyromoeba Cephus* FALL., *A. fur* OSTEN-SACKEN, *A. sinuata* FALL., *A. trifasciata* MEIG.) avec les Hyménoptères, ont été recueillis aussi bien en Europe qu'aux Etats-Unis.

On signale seulement quelques observations relatives à des Bombylides du genre *Anthrax* parasites des Lépidoptères. L'*Anthrax flava* MEIGEN, a été vu sortant de la hysalide de *Mamestra brassicae* LINN. (P.-F. WAHLBERG, Bidrag till svenska Dipternas Kännedom. Konigl. Vetensk. Acad. Handl. för år 1838. Stockholm, 1839, p. 1 à 23), de la chrysalide de *Dichronia aprilinea* LINN. (E. MULSANT, Note pour servir à l'histoire des Anthrax. *Opusc. ent.* 1^{er} cah. 1852, p. 178) ; l'*Anthrax hottentota* est éclos de la chrysalide de *Hadena porphyrea* ESP. (H.-W. DE GRAAF, Die Larve von *Anthrax hottentota* LINN. parasitisch in puppen von *Noctua porphyrea*. *Tijdschr. v. Entom.*, t. XII, 1869, p. 193). RONDANI rapporte qu'il a trouvé la nymphe d'un *Anthrax* — il l'a nommée

on sait aujourd'hui qu'ils ont un champ d'action beaucoup plus vaste.

provisoirement *A. Pulombii* — dans le cocon d'un *Bombyx quercus* qui lui avait été envoyé de Sicile (GAM. RONDANI, Repertorio degli Insetti parassiti e delle loro Vittime, parte II, Firenze, 1872, p. 60).

Les entomologistes américains de leur côté ont eu l'occasion de faire des remarques qui viennent corroborer les faits précédents ; RILEY a pris soin de les grouper (C.-V. RILEY Anthrax parasitic on cut-worms (*Agrotidæ*). *Insect Life*, t. II, n° 11 et 12, Washington 1890, p. 353 et 354, fig. a, b, c et d). GLOVER (1866) a constaté qu'un Anthrax non dénommé était éclos d'une chrysalide inconnue ; F.-M. WEBER a obtenu quatre exemplaires de l'*Anthrax hypomelas* MACQUART de chrysalides d'*Agrotis herilis* ; le Prof. C.-P. GILETTE assista à l'éclosion de trois *Anthrax serobiculata* LOEW, de chenilles d'*Agrotidæ* non déterminées ; EDWIN-C. VAN DYKE éleva d'une chrysalide de Noctuelle un Bombylide ; les spécimens ayant été soumis à l'examen de M. COQUILLETT, celui-ci présuma que l'hôte était le *Taeniocampa rufala* GROTE et reconnu dans le parasite l'*Anthrax molitor* LOEW qui se distingue difficilement de l'*A. flava* d'Europe ; la ressemblance qu'il trouve entre la nymphe et celle du *Triodites mus* ne me paraît nullement



Nymphe de l'*Aspiloptera flava*.

1. Nymphe vue de profil. — 2. Région céphalique vue de 3/4, montrant la disposition des pièces frontales. — 3. Extrémité de l'abdomen, montrant les pointes terminales.

justifiée, nous allons en donner la preuve, et quant à la description qu'il donne de cette nymphe, elle est trop sommaire pour qu'on en saisisse les caractères et surtout les formes appropriées à un usage spécial. Les figures relatives de l'*A. hypomelas*, larve, nymphe et adulte, que RILEY donne à la fin de son mémoire, ne sont pas sans intérêt, mais elles ne sont pas assez précises pour nous renseigner sur les dispositions qu'affectent les pièces caractéristiques de la tête de la nymphe.

Voici une autre observation que je puis faire connaître grâce à l'obligeance de M. l'abbé J. DE JOANNIS ; il s'agit encore d'un *Anthrax flava* échappé d'une chrysalide

WESTWOOD recevant de Natal des cocons de Limacodides, d'où était sorti un *Systropus*, eut l'occasion de vérifier l'exactitude de

d'un Lépidoptère nocturne inconnu (Noctuelle ou Phalène) recueillie par son frère en Algérie. Ayant sous les yeux la chrysalide, l'*Anthrax* adulte et la dépouille de sa nymphe, échantillons qu'il m'a remis pour les placer dans les collections du Muséum d'Histoire naturelle de Paris, j'ai pu faire quelques constatations originales. La nymphe de l'*A. flava* diffère essentiellement de celle de l'*A. fenestrata* FALLÉN que nous avons décrite et figurée (*Compt. Rend. Acad. Sc.*, t. CXVIII, 1894, p. 926. — Invasion des Acridiens, vulgo Sauterelles en Algérie, Alger, 1893, pl. I, fig. 4 à 8) par la disposition et la forme des pièces chitineuses que porte la tête, les pièces frontales antérieures et supérieures sont soudées et constituent une pièce unique excavée dont le bord inférieur curviligne fortement chitinisé offre un bord tranchant, les secondes pièces placées au-dessous sont séparées et affectent chacune la forme d'une petite pièce excavée à bord inférieur tranchant ; les troisièmes pièces, situées tout à fait en dessous, sont réduites l'une et l'autre à un petit mamelon ; ce ne sont plus les pièces frontales antérieures à trois pointes dont deux acérées, les secondes pièces à quatre pointes dont deux acérées, les troisièmes pièces en forme de pointes de la nymphe de l'*A. fenestrata*. Si on compare cette nymphe d'*Anthrax flava* avec celle des nymphes d'*Argyro-moeba*, de *Systoechus*, de *Triodites*, de *Mulio*, de *Callostoma* dont nous possédons des figures, les différences dans les armatures de la tête ne sont pas moins grandes.

Enfin je citerai une dernière observation faite par M. POUJADE, Préparateur au Muséum, Laboratoire d'Entomologie ; la nymphe de l'*A. flava* qu'il a vu sortir d'une chrysalide de Noctuelle inconnue lui a permis d'exécuter les figures ci-jointes qui précèdent la description précédente.

Deux choses sont à noter dans l'évolution de l'*Anthrax flava* ; la première c'est que l'éclosion ne se produit que lorsque le Papillon est déjà formé, car sur les bords de l'orifice du trou de sortie qu'a pratiqué le Bombylide on voit les poils qui revêtaient le corps du Lépidoptère ; la seconde, c'est que la nymphe de l'*Anthrax* ne profite nullement des points faibles du tégument de la chrysalide à la façon du Papillon qui, lui, rompt l'enveloppe suivant des lignes de rupture invariables ; elle découpe à l'aide des pièces tranchantes que porte son front la région antéro-dorsale de la chrysalide laissant en place toutes les pièces constitutives de la tête du Papillon.

Les observations faites sur le mode d'existence de l'*Anthrax flava* et les espèces voisines européennes et américaines, celles poursuivies sur l'*Anthrax fenestrata* et les espèces congénères, entraînent quelques remarques.

Déjà en 1842 ZETTERSTEDT, qui ne connaissait que l'unique observation de WAHLBERG (1839), avait proposé de faire une section spéciale dans le genre *Anthrax* des anciens auteurs dont les ailes sont hyalines et dont la toison n'est pas entièrement noire (JOH.-W. ZETTERSTEDT, *Diptera Scandinaviae*) ; en possession d'un plus grand nombre d'observations biologiques, bien que nous soyons étonnés que les Entomologistes qui se livrent à l'éducation des chenilles n'aient pas eu plus souvent l'occasion de nous documenter, nous sommes aujourd'hui pourvus d'arguments suffisants qui prouvent que l'auteur suédois avait eu une heureuse prévision. En effet, les larves des *Anthrax* hôtes des Lépidoptères sont *endoparasites*, alors que les larves connues des autres espèces d'*Anthrax* sont *ectoparasites* ; d'autre part les nymphes des *Anthrax* endoparasites sont pourvues de pièces céphaliques constituées tout autrement que celles des autres *Anthrax* et des Bombylides en général. L'*Anthrax flava* et ses congénères des autres régions du globe devront constituer non pas seulement un groupe bien distinct parmi les *Anthrax*, mais

l'observation précédente et de la compléter en accompagnant son mémoire de figures ⁽¹⁾; il est à noter qu'il remarque que la tête de cette nymphe porte « une saillie frontale forte et conique, au moyen de laquelle elle est indubitablement (doubtless) capable de repousser (push off) l'opercule de l'extrémité du cocon du Lépidoptère »; pour lui, évidemment, l'insecte agit par simple pression pour soulever un opercule préexistant; ne dit-il pas en effet « qu'à une extrémité du cocon se trouve une pièce circulaire qui peut être aisément détachée, (disengaged) l'insecte s'échappant par l'orifice résultant de son déplacement ». N'ayant sous les yeux que des insectes desséchés, il ne pouvait soupçonner le procédé ingénieux que hôte et parasite emploient pour sortir de leur prison.

CARLOS BERG constata de son côté (1878) que des Bombylides du genre *Systropus* sortaient souvent des cocons d'un Lépidoptère

un genre, genre auquel nous donnerons le nom d'*Aspiloptera* (ἄσπιλος, sans tache; πτερόν, aile) qui rappellent une des particularités les plus frappantes des adultes, celle de ne pas avoir de taches noires ou enfumées sur les ailes.

SCHINER dans son remarquable ouvrage sur les Diptères [J. R. SCHINER, *Fauna austriaca: Die Fliegen* (Diptera), t. I, Wien, 1862, p. 48 et p. 52] écrit, d'une part, que « les larves d'*Anthrax* sont parasites des chenilles et chrysalides de Papillons et des Hyménoptères »; d'autre part que « les larves d'*Argyromoeba* sont parasites des chrysalides de Papillon »; les faits que nous avons rapportés ci-dessus infirment ces assertions; les naturalistes ne devront donc plus s'en rapporter uniquement à l'œuvre du savant viennois, quelle que soit son autorité.

On sait d'après les études poursuivies par C.-V. RILEY (*Second Report of United States Entomological Commission for the years 1878 and 1879 relating to the Rocky Mountain Locust*.... Washington, 1880, p. 261 à 269, pl. XVI) que les larves de *Systoechus oreas* OSTEN-SACKEN et de *Triodites mus* OSTEN-SACKEN vivent dans les coques ovigères des Acridiens. Depuis lors on a constaté que les larves de beaucoup de Bombylides se développaient au détriment des œufs de ces Orthoptères, et en particulier de ceux du *Stauronotus maroccanus*, notamment celles des *Systoechus autumnalis* WIED., *leucophaeus* MEIG., *Mulio obscurus* FABR. (STEPANOF, 1880 et 1882), *Callostoma fuscipennis* MACQ. (FRANCK CALVERT et SAUNDERS, 1881), *Systoechus nitidulus* FABR. (CHIMKIEVITCH, 1883), *Anthrax fenestrata* FALL. (KÜNCKEL, 1894), *Callostoma desertorum* LOEW (PORTSCHINSKY, 1894).

(1) J.-O. WESTWOOD, *Notæ Dipterologicæ* N° 4. — Monograph of the genus *Systropus*, with notes on the economy of a new species of that genus (*Trans. Ent. Soc.*, 1876, part. IV (Déc. 1876), p. 571-577, pl. X, fig. 1 à 15). — Westwood n'a pu savoir quel était l'hôte du *Systropus crudelis* qu'il décrit; voici ce qu'il dit à ce sujet: « En l'absence d'information directe, nous pouvons seulement conjecturer que le cocon est celui d'une espèce d'Egger-moth (ainsi que certaines espèces anglaises sont nommées d'après le cocon oviforme formé par les chenilles) tandis que l'enveloppe épaisse parcheminée et la forme du cocon le fait ressembler à ceux des larves épineuses du genre *Limacodes* ou *Doratifera* ».

appartenant aussi à la famille des Limacodides [*Sibine* (nec *Streblota*) *bonaerensis* BERG] ⁽¹⁾.

Enfin le Docteur T.-A. CHAPMAN ayant reçu de la Plata par l'intermédiaire de M. HEYNE des cocons d'un Limacodide *inconnu*, accompagné de dépouilles de nymphes d'un *Systropus* également *inconnu*, supposa, d'après l'examen de la tête de la chrysalide d'autres Lépidoptères Limacodides et de celle des dépouilles de la nymphe du Diptère parasite et d'après la comparaison avec les figures données par WESTWOOD des nymphes de *Systropus*, que hôte et parasite étaient tous deux capables, non pas comme le supposait l'auteur anglais de soulever un couvercle préexistant, mais de pratiquer eux-mêmes l'ouverture par laquelle les insectes adultes s'échappent ⁽²⁾. Il n'y a là que des conjectures; des obser-

(1) CARLOS BERG, El genero *Streblota* y los Notodontinas de la Republica Argentina (*Anales de la Sociedad científica Argentina*, t. V, 1878, p. 177-186). — D'après KIRBY le *Streblota bonaerensis* BERG doit se ranger dans le genre *Sibine* [Genus 54, de la famille XIX, Limacodide], genre créé en 1855 par HERRICH-SCHAEFFER (W.-F. KIRBY, A synonymic Catalogue of Lepidoptera heterocera (*Moths*); t. I, *Sphinges* et *Bombyces*, London 1892]. — C. BERG fait remarquer, dans son mémoire précité (*loc. cit.*, p. 9 du tirage à part) que « comme parasite de la chenille et de la chrysalide du *S. bonaerensis* se rencontre fréquemment le Diptère : *Systropus nitidus* WIEDEMANN (*S. brasiliensis* MACQUART) »; or l'exemplaire du tirage à part que l'auteur a envoyé au savant diptérologue italien CAMILLO RONDANI et qui est en notre possession, porte en marge la notation N. B. au crayon rouge; ce qui nous a paru indiquer que la détermination spécifique n'était pas exacte; nous verrons que nous en avons acquis la certitude.

(2) T.-A. CHAPMAN, Exhibition cocoons of a Limacodid moth from La Plata with empty pupa-cases of Dipterous parasite of the genus *Systropus* obtained from Herr Heyne (*Trans. of the Ent. Soc. of London for the year 1902*, London 1902-1903, Proceed. p. VIII-IX). — Le Docteur CHAPMAN reconnaît en effet « que ce M. HEYNE n'a malheureusement obtenu l'imagos ni du Papillon, ni du Diptère »; c'est donc uniquement par l'étude de pièces de collection et l'examen de figures qu'il s'est trouvé conduit à supposer que chrysalide et nymphe utilisaient la pointe frontale qu'elles portent pour façonner un couvercle à l'extrémité du cocon; il tente même de simuler l'opération sur un cocon intact à l'aide d'un canif, agissant *du dehors au dedans*, il essaie d'expliquer le mécanisme qui sera mis en jeu, mais il ne peut réaliser les opérations qu'exécutent les êtres vivants *du dedans au dehors*.

J.-S. COLLIN commentant les remarques du Dr CHAPMAN (*loc. cit.*, p. IX et X) montra à la Société entomologique de Londres des spécimens d'un *Systropus* de Buenos-Ayres parasite d'un Lépidoptère Bombycide, qu'il supposa être un Limacodide; « il est possible, ajoute-t-il, que ce Diptère soit le même que celui que le Dr CHAPMAN a obtenu de ses cocons. L'espèce, selon toute apparence ne serait pas décrite, mais serait très apparentée au *S. brasiliensis* MEG. (MEG. pour MACQUART) ». Tout est donc hypothèse ou présomption.

ations sur le vivant pouvaient seules permettre de savoir si elles étaient fondées.

Ceci posé, voici quelles sont nos observations.

À l'automne, c'est-à-dire au mois de juin, les cocons de la *Sibine bonaerensis* ne sont pas rares sur les arbres fruitiers, notamment les Poiriers, dans les quintas des environs de Buenos-Ayres; grâce à leur coloration et à leur forme, ils se dissimulent sur les écorces des arbres, mais, malgré ce mimétisme, comme ils sont généralement placés à l'aisselle des branches (pl. III, fig. 3), un œil exercé peut les découvrir⁽¹⁾. Si, pendant les mois d'hiver, on ouvre ces cocons, deux cas peuvent se présenter; dans le premier, on trouve la chenille du Lépidoptère, contractée, immobile (pl. III, fig. 1 et 2); elle restera ainsi jusqu'à la belle saison, époque où elle se transformera brusquement en chrysalide; le Papillon éclosant 8 à 10 jours après; dans le second cas, on rencontre à sa place la larve du Diptère parasite, elle aussi contractée, immobile (pl. IV, fig. 1); elle demeurera ainsi jusqu'à la saison chaude, époque où elle se changera en nymphe pour devenir adulte quelques jours après, laissant apparaître le *Systropus conopoïtes* (pl. IV, fig. 13 à 15), ainsi que nous l'avons nommé pour rappeler le mimétisme singulier de ces Bombylides avec les Conopides⁽²⁾. Les larves de l'hôte et du parasite sont donc toutes deux dans cet état d'engourdissement et de somnolence que nous avons appelé l'hypnodie; par contre la chrysalide du premier, la nymphe du second sont l'une et l'autre actives et capables, à un moment donné, de déployer une énergie sans pareille pour sortir de leur prison.

Nous ferons tout d'abord observer que les chenilles du *Sibine bonaerensis*, comme celles des autres Limacodides, ainsi que l'examen de leurs cocons nous l'a appris, ne préparent aucun opercule pour faciliter la sortie du Papillon, ces cocons sont des coques

(1) Mon préparateur S. VENTURI à la « Sección entomologica del Ministerio de Agricultura » de la République argentine savait fort bien les trouver; c'est grâce à lui que j'ai été pourvu d'abondants matériaux d'étude.

(2) Le *Systropus conopoïdes* KÜNKEL, diffère du *S. foenoides* WESTWOOD, du Mexique, par des caractères propres: 1° Les deux taches latérales du scutum métathoracique sont réunies et d'un jaune paille; 2° L'abdomen a le renflement de l'extrémité entièrement noir et les flancs de la portion amincie marqués de taches noires allongées formant une bande latérale discontinue; 3° Le deuxième article des tarses antérieurs et intermédiaires est entièrement noir.

dont le tissu parcheminé est homogène. Il faut donc que les insectes, hôte ou parasite, aient un moyen particulier pour s'ouvrir une issue. A cet effet chrysalide et nymphe sont munies à la région frontale d'une pointe conique fortement chitinisée, absolument similaire.

La pointe frontale de la chrysalide du *Sibine* a en réalité (pl. IV, fig. 7 et 8) la forme d'un tétraèdre dont les faces supérieure et inférieure sont très élargies par rapport aux faces latérales qui sont au contraire étroites ; la face supérieure s'appuie sur le préscutum et fait saillie en avant, elle s'incurve de chaque côté pour faire place à l'insertion des étuis des antennes, puis s'élargit et s'avance devant les yeux sous la forme d'un fer de lance à bords curvilignes ; la face inférieure s'étend entre les yeux et se rétrécit peu à peu pour passer entre les étuis des palpes labiaux et venir reposer sur la base du labium ; les faces latérales, très étroites, s'appuient sur les yeux ; les arêtes du tétraèdre en se soudant constituent un biseau légèrement dentelé à la base.

La pointe frontale de la nymphe du *Systropus* (pl. IV, fig. 9 et 10) a également la forme d'un tétraèdre, dont les faces supérieure et inférieure sont très élargies par rapport aux faces latérales qui sont au contraire très étroites ; la face supérieure s'intercale entre les yeux sous la forme d'une pièce triangulaire à bords curvilignes qui s'incurve de façon à constituer une gouttière percée d'un petit trou ; de chaque côté de la gouttière, elle se redresse pour s'avancer devant les yeux ; la face inférieure formant gouttière se fusionne avec chacune des pièces basilaires des antennes ; les faces latérales étroites et triangulaires s'appuient sur les yeux ; les arêtes du tétraèdre en se soudant constituent un biseau à bords presque tranchants.

Si l'on examine de plus près cette pointe frontale du *Systropus* et si on analyse la description précédente, on ne tarde pas à constater qu'elle est constituée par deux parties accolées et soudées, bien indiquées par les gouttières médianes et le trou médian.

D'après cela, il est évident que la pointe frontale de la chrysalide du *Sibine* est formée comme celle de la nymphe du *Systropus* par deux pièces paires, mais la fusion des parties est telle qu'on n'en saurait découvrir la dualité.

Ce premier point acquis, en réfléchissant tant soit peu, on ne tarde pas à reconnaître la signification morphologique de la pointe frontale du Lépidoptère et du Diptère, car il est aisé de l'assimiler à la pointe frontale que portent beaucoup d'embryons, et nous pouvons répéter

à ce sujet, en adaptant le texte de la citation à nos nouvelles observations, ce que nous disions à propos de la pointe frontale que nous avons découverte chez la larve naissante de la Puce ⁽¹⁾ :

« La pièce frontale des chrysalides de Lépidoptères *Limacodides* et des nymphes de Diptères Bombylides des genres *Systropus*, de même que celles des embryons de Puces, d'Osmyles, de Pentatomes, de Friganes, de Faucheurs, est l'homologue de la pièce si développée qui existe sur le front des larves de Crustacés, les Zoés du Cancer Maenas et du Bernard l'Hermite (*Pagures* et *Porcellanes*), des jeunes Homards, etc., l'homologue du rostre qui persiste pendant la durée de la vie chez les Palémons et autres Crustacés macroures ». Rien n'est plus curieux que de voir réapparaître chez les représentants de deux groupes distincts d'Arthropodes un organe spécial s'adaptant, ainsi que nous venons de le montrer, à des fonctions spéciales.

La chrysalide du *Sibine bonaerensis*, ainsi que la nymphe de *Systropus*, portent à l'extrémité de leur abdomen, de part et d'autre de la fente analé, une tubérosité lisse; la nymphe du Diptère a en outre, à la région dorsale du dernier anneau, deux autres tubérosités ou pointes chitineuses mousses (pl. IV, fig. 11 et 12); ces tubérosités postérieures des nymphes de *Systropus* sont, bien entendu, les homologues des pointes ou pièces similaires des autres Bombylides.

Hôte et parasite, ainsi armés, s'arc-boutent, puis impriment à leur corps de violents et rapides mouvements de giration, en appuyant la pointe frontale sur la paroi de l'extrémité antérieure du cocon et en pivotant alors à la façon d'une toupie sur les tubérosités lisses que porte le dernier anneau de l'abdomen; dans un temps relativement assez court, chrysalide et nymphe arrivent à découper très habilement dans le cocon une calotte sphérique aux bords nettement tranchés, de dimension proportionnelle à leur taille ⁽²⁾. Il y a là un

(1) J. KÜNCKEL D'HERCULAI, Observations sur les Puces, en particulier sur les larves des Puces de Chat et de Loir (*Pulex felis* et *Pulex fasciatus*). (Ann. Soc. Ent. de Fr., 5^e série, t. III, 1873, p. 136 et 137, pl. 6, fig. 1 à 4).

(2) Nous rappellerons qu'au cours de nos études sur les parasites des Acridiens, nous avons suivi le développement d'un Bombylide, l'*Anthrax fenestrata* FALLÉN; nous avons décrit d'après nos observations le mécanisme au moyen duquel la nymphe perce normalement l'opercule des oothèques des Acridiens (*Oenerodes*, *Stauronotus*) et pratiquent expérimentalement dans une feuille de papier, en la pulvérisant, des trous elliptiques sans

phénomène de convergence dynamique que nous croyons devoir désigner sous le nom d'*homéopraxie* (ὁμοίος, semblable; πράξις, action).

L'observation nous apprend quel est le mécanisme physiologique qui permet aux prisonniers de déployer le maximum d'énergie et les transforme en vilebrequins vivants. La nymphe de *Systropus* et l'insecte lui-même *sortant de la nymphe* ont un volume tel qu'ils offrent, par la largeur de leur thorax et surtout de leur abdomen, l'apparence des Anthrax et des Bombyles; ce n'est qu'après l'éclosion que le *Systropus* adulte prend une forme svelte et se montre sous l'aspect trompeur d'un *Conops*. En effet, la nymphe a la faculté de remplir son tube digestif d'air, ce qui lui donne le moyen, sous l'action des muscles, de comprimer la masse sanguine remplissant la cavité générale; elle dispose donc d'une pompe à air, comme beaucoup d'autres insectes, qui, ainsi que nous l'avons montré chez les Orthoptères acridiens ⁽¹⁾ joue un rôle si important lors de l'éclosion, de la métamorphose et de la ponte; l'augmentation de

trace de bavures (J. KÜNKEL D'HERCULAIS, les Diptères parasites des Acridiens : les Bombylides. — Hynodie larvaire et métamorphose avec stade d'activité et stade de repos. *Compt. Rend. Acad. Sc.* t. XVIII, 1894 (23 avril) p. 926).

Les outils dont dispose la nymphe de l'*Anthrax fenestrata* FALLEN, logée dans la coque ovigère operculée des Acridiens, ceux que possède la nymphe de l'*Argyromoeba trifasciata* MEIGEN, installée dans la cellule solidement maçonnée des Chalicodomes, ceux que portent les nymphes des *Systoechus orcas*, *autumnalis*, *nitidulus*, *Triodites mus*, *Mulio obscurus*, *Callostoma fuscipennis*, etc. qui vivent des œufs des Acridiens, ceux qu'ont les *Systropus*, hôtes des cocons des Limacodides, sont essentiellement différents, mais tous sont admirablement adaptés au travail que chaque insecte doit exécuter pour venir au jour et achever sa métamorphose.

Ce sont les observations que j'avais faites en Algérie sur les manœuvres des nymphes d'*Anthrax* qui m'ont ouvert la voie pour suivre celles des *Systropus*; elles m'ont permis de découvrir le mécanisme physiologique leur permettant de mettre en action leurs instruments de perforation.

(1) J. KÜNKEL D'HERCULAIS, Mécanisme physiologique de l'éclosion, des mues et de la métamorphose chez les Insectes Orthoptères de la famille des Acridides (*Compt. Rend. Acad. des Sc.*, t. CX, 1890, p. 657. — *Ann. Soc. Ent. de Fr.*, 6^{me} sér., t. X, 1890, *Bull.* p. 37).

J. KÜNKEL D'HERCULAIS, Du rôle de l'air dans le mécanisme physiologique de l'éclosion, des mues et de la métamorphose chez les Insectes Orthoptères de la famille des Acridides (*Compt. Rend. Acad. des Sc.*, t. CX, 1890, p. 807).

J. KÜNKEL D'HERCULAIS, Mécanisme physiologique de la ponte chez les Insectes Orthoptères de la famille des Acridides. — Rôle de l'air comme agent mécanique et fonctions multiples de l'armure génitale (*Compt. Rend. Acad. des Sc.*, t. XIX, 1894, p. 244).

volume des insectes adultes au moment de l'éclosion tient au gonflement du tube digestif par l'air et non pas à la dilatation des trachées tubulaires ou ampuliformes.

D'après le Professeur A. GIARD ⁽¹⁾, on rencontre parmi les Insectes parasites quatre formes du mimétisme : 1^o le mimétisme offensif ; 2^o le mimétisme défensif ; 3^o le mimétisme indirect ou professionnel ; 4^o le mimétisme isotypique.

Au point de vue des formes extérieures, le *Systropus conopoïdes*, et les *Systropus* en général, par leur ressemblance étroite avec les Diptères du genre *Conops*, par leur rapport physionomique avec les Hyménoptères aux formes élancées, tels que les *Polistes* (Vespiques), les *Sphex* (Sphégides), les *Foenus* (Évaniides), les *Ophion* (Ichneumonides), etc., rentrent dans la seconde division ; ces Diptères Bombylides, grâce à ces apparences trompeuses, sont favorisés dans la lutte pour l'existence, car ils peuvent aisément donner le change à leurs ennemis.

Mettant en parallèle l'hôte *Sibine* (Lépidoptère) et le *Systropus* (Diptère), on constate qu'ils peuvent l'un et l'autre se ranger à la rigueur dans la 4^e division, puisque chrysalide et nymphe ont des traits de ressemblance par l'existence d'une pointe frontale similaire, que la phylogénie nous montre apparaissant temporairement dans des embryons ou de jeunes larves, ou existant d'une manière permanente dans les adultes chez des Articulés appartenant à différents groupes très éloignés des uns des autres. Regardant les choses de plus près, on reconnaît qu'il n'y a pas seulement analogie ; d'autre part il est une particularité que le mimétisme ne révèle pas et que seule la mise en action met en relief chez l'hôte et chez le parasite, c'est que la pointe frontale est destinée chez l'un comme l'autre à jouer un rôle absolument identique ; au mimétisme dans les formes extérieures vient donc s'ajouter la convergence dynamique, l'*homéoprazie*, pour nous servir du néologisme que nous avons cru devoir créer.

(1) A. GIARD, Sur le mimétisme parasitaire (*Ann. Soc. Ent. de Fr.*, t. LXIII, 1894, p. 124).





LA POECIOLOGONIE

PAR

ALFRED GIARD (1)

« Toutes les fois que l'on voit un fait *exceptionnel*, le premier travail, je dirai presque le premier devoir imposé à l'homme de science, est de faire tous ses efforts pour le faire rentrer dans la règle commune par une explication qui exige quelquefois plus de travail et de méditation que la découverte elle-même..... ».

« Mais quand un fait *exceptionnel* échappe à toute explication ou du moins résiste à tous les efforts que l'on a fait consciencieusement pour le soumettre à la loi commune, il faut en chercher d'autres qui lui soient analogues ; quand on les a trouvés, il faut les classer *provisoirement* au moyen de la théorie qu'on s'est formée ».

H. SAINTE-CLAIRE DEVILLE, Recherches sur la décomposition des corps par la chaleur et la dissociation (*Bibliothèque universelle. Archives*, IX, p. 59 ; 1860).

Une des questions les plus importantes et en même temps un des problèmes les plus difficiles à résoudre de la zoologie moderne, est de savoir si, dans l'appréciation des rapports de parenté entre animaux semblables à l'état parfait, mais présentant une *embryogénie* différente, il convient d'attacher plus d'importance aux dissimilitudes évolutives qu'à la similitude des adultes.

La question se résoudrait immédiatement par l'affirmative si le principe de FRITZ MUELLER, la loi biogénétique fondamentale de SERRES et de HAECKEL, était constamment applicable dans toute sa rigueur, c'est-à-dire si les divers stades ontogénétiques d'un animal répétaient exactement la série phylogénique ou les formes ancestrales successives. En effet, s'il en était ainsi, l'*embryogénie* nous indiquerait

(1) Ce mémoire a été présenté au Congrès international de Zoologie, réuni à Berne le 15 août 1904.

les véritables rapports de parenté, et la ressemblance plus ou moins grande des adultes chez des types à embryons dissemblables devrait être interprétée comme le résultat d'une convergence due à l'éthologie similaire de ces formes adultes.

Mais il arrive fréquemment que le développement embryonnaire est simplifié et abrégé chez certains types dits cœnogénétiques, et chez les animaux à embryogénie explicite les formes larvaires palingénétiques sont soumises pendant une longue période à l'action modificatrice des milieux et souvent aussi leur évolution dépend dans une large mesure de l'éthologie de l'adulte. Dès lors, le principe de FRITZ MUELLER devient d'une application délicate et, chose singulière, mais pourtant très réelle, la détermination des rapports de parenté devient d'autant plus ardue que l'on connaît mieux les diverses phases évolutives. Il est vrai que si une demi-science vient ainsi compliquer le problème, nous pouvons espérer qu'une science plus complète, — je veux dire la connaissance de la morphodynamique embryonnaire d'un plus grand nombre d'espèces, — nous facilitera la solution.

Dès à présent, nous pouvons distinguer deux grandes catégories d'animaux se ressemblant à l'état adulte et présentant des dissemblances plus ou moins grandes aux diverses périodes de l'ontogénie.

1° Certaines formes appartenant à un même genre ou à des genres distincts, parfois même assez éloignés mais présentant en tous cas des larves bien différentes, ont des états adultes très voisins (quelquefois difficiles à séparer) par suite de convergences dues aux conditions de milieu, quelle que soit d'ailleurs la cause de ces convergences (homochromie, ressemblance protectrice, mimétisme direct ou indirect, isotypie, etc.).

2° Chez d'autres animaux, les divers individus ou les diversés générations d'une même espèce considérés en des points variés de la distribution géographique, aux diverses saisons de l'année, ou dans des conditions de nutrition différentes, ont des larves qui ne se ressemblent pas, bien que l'adulte reste constamment semblable à lui-même, ou ne présente que des modifications très légères. C'est la particularité que j'ai désignée naguère (92) sous le nom de pœcilogonie. Les larves sont devenues divergentes en s'adaptant à des milieux différents. L'hérédité a maintenu la similitude des adultes.

Le résultat final est le même dans les deux cas : variété dans l'évolution, ressemblance très grande ou presque identité à l'état parfait. Mais au point de vue de la consanguinité et par suite de la classification naturelle (généalogique) ces deux catégories de faits sont loin d'avoir la même signification. Les espèces voisines d'origine pœcilogène ont entre elles la parenté la plus étroite et doivent être rapprochées les unes des autres malgré leurs divergences embryonnaires ; les espèces qui se ressemblent par convergence peuvent au contraire n'avoir que des rapports phylogéniques assez éloignés et doivent être considérées comme nettement distinctes.

Lorsque je signalai, il y a une quinzaine d'années, les premiers exemples connus de pœcilogonie, ces faits paraissaient rares et exceptionnels. Depuis, on les a observés très souvent et dans presque tous les groupes d'animaux. Peut-être, cependant, n'ont-ils pas été encore étudiés avec un soin suffisant. En outre, parmi les zoologistes qui les ont fait connaître, il en est peu qui en aient saisi toute la portée. La plupart n'ont pas su se dégager d'un cercle vicieux dont on retrouve plus ou moins la trace dans leurs écrits. Ils ont considéré les modifications embryonnaires qu'ils avaient constatées comme des caractères taxonomiques suffisants pour l'établissement de nouvelles espèces et ne se sont pas préoccupés de rattacher ces variations à des causes éthologiques ou, en général, aux facteurs primaires de l'évolution.

Il m'a donc paru qu'il serait utile d'attirer à nouveau l'attention sur des phénomènes si curieux et de faire ressortir la valeur des arguments qu'ils fournissent à la théorie de la descendance modifiée.

Le premier fait qui semble souvent conditionner la pœcilogonie est l'apparition de l'endotokie chez des espèces appartenant à des groupes où la règle est l'exotokie. Corrélativement, et probablement comme conséquence de l'accumulation des réserves plus abondantes dans l'œuf, la viviparité se substitue à l'oviparité et l'ontogénie tend à prendre une allure plus ou moins cœnogénétique.

Cœlenterata. — Chez les Cœlentérés, le facteur primaire qui paraît déterminer ces modifications est l'habitat dans des eaux plus froides, soit qu'il s'agisse d'animaux vivant dans les grandes profondeurs, tels que le Corail noble (DE LACAZE-DUTHIERS) ou le *Sympodium coralloïdes* (A. KOWALEWSKY et MARION), soit que l'on ait affaire à des types à la fois abyssaux et subpolaires : diverses

espèces de *Nephthya* (KOREN et DANIELSEN), *Gorgonia capensis* (S.-J. HICKSON).

Lorsque, chez une espèce, l'influence modificatrice se fait sentir seulement chez un certain nombre d'individus placés dans des conditions spéciales, nous voyons se réaliser un exemple typique de pœcilogonie. C'est ce qui a lieu chez un Alcyonaire, *Clavularia crassa* M. EDW., qui habite généralement dans la zone littorale de la Méditerranée tout à fait près du rivage, au milieu des rhizomes de *Posidonia*. MARION et KOWALEWSKY ont fait connaître, en 1883, une variété de cette espèce qui se fixe dans les eaux un peu plus profondes, à la face inférieure des pierres, et que pour cette raison ils ont nommée *Clavularia petricola*. *C. petricola* ne diffère morphologiquement de *C. crassa* que par une légère différence dans la forme des spicules ou sclérites. Mais j'ai pu constater maintes fois, chez les Synascidies et chez les Bryozoaires, combien ces productions peuvent varier dans une même espèce et, sans sortir du groupe des Alcyonaire, MARION rappelle qu'il a eu l'occasion d'observer des variations analogues chez deux formes d'*Alcyonium* (*A. palmatum* des fonds vaseux et *A. palmatum* forme acaule des fonds coralligènes) sans les consacrer par un terme spécifique nouveau (78).

« Mais, ajoute-t-il, nous avons ici, à propos des Clavulaires, un élément de plus, un phénomène biologique important qui, ailleurs, dans d'autres groupes, aurait incontestablement une valeur assez considérable; nous voulons dire la *viviparité* régulière des Clavulaires pétricoles opposée à l'*oviparité* constante des Clavulaires des Posidonies. Cela suffirait pour admettre une espèce physiologique en l'absence de toutes différences morphologiques (83) ».

Dans cet exemple, nous pouvons admettre que la variation déterminée par les facteurs primaires n'est pas encore fixée par l'hérédité. Les deux formes vivent côte à côte; il n'y a pas d'amixie (pas d'amixie géographique tout au moins); mais que l'isolation ou la sélection physiologique entrent en jeu, et nous pouvons prévoir la naissance d'une espèce nouvelle, ou, si l'une des formes vient à disparaître, étant moins bien armée dans la lutte pour la vie, tout se passera comme si une des deux *Clavularia* se transformait lentement en l'espèce voisine.

Un exemple du même genre nous est offert dans un groupe voisin des Alcyons, les Actiniaires ou Anémones de mer.

On sait que le docteur CARLGREN, de Stockholm, a observé la viviparité chez un grand nombre d'Actinies des mers arctiques.

Parmi ces espèces vivipares, on trouve une forme qu'APPELLÖF a également rencontrée dans les dragages au large de Bergen et qui ne diffère d'*Urticina (Tealia) crassicornis* O.-F. MUELLER que par la faible dimension des papilles verruciformes adhésives. CARLGREN l'a désignée sous le nom de *U. crassicornis* forma *laevis*. Chez les nombreux individus de cette forme qu'il a recueillis au Spitzberg, il a trouvé la cavité du corps remplie de jeunes à divers états de développement. Or, sur nos rivages, *U. crassicornis* type est constamment ovipare.

U. laevis semble donc être une forme pœcilogonique spéciale aux mers polaires et séparée uniquement de la souche, au point de vue morphologique, par le caractère insignifiant de la dimension des verrues.

Chez les Discoméduses, SCHNEIDER puis HAECKEL ont vu que, suivant les quantités de réserves nutritives contenues dans l'œuf, le scyphopolype d'une même espèce, *Aurelia aurita* L., donne naissance, par bourgeonnement successif, à une série nombreuse de larves pélagiques *Ephyra* ou se transforme directement par hypogénèse (HAECKEL) en une seule *Ephyra* qui, d'abord fixée, devient nageuse au moment de la transformation en Méduse (*Ephyra pedunculata* HAECKEL). C'est là un fait de pœcilogonie qui nous permet de mieux comprendre de qu'elle façon s'est établie l'évolution cœnogénétique très condensée d'autres Méduses, les *Pelagia* par exemple ⁽¹⁾.

(1) Bien qu'ils se rattachent étroitement à la pœcilogonie, il convient de distinguer et d'étudier à part les faits que j'ai groupés (98) sous le nom d'allogonie et dont j'ai cité un exemple très net chez *Campanularia calyculata* HINCKS.

Les Hydraires allogoniques peuvent être comparés aux Insectes qui, présentant des larves identiques, diffèrent à l'état adulte (voir ci-dessous p. 171, note). Dans un mémoire tout récent, HARGITT (04) a fait connaître de nouveaux cas fort intéressants d'allogonie chez les Hydraires Gymnoblastiques.

Podocoryne conchicola PHILIPPI est une forme allogonique (méduse à 4 tentacules) de *Podocoryne carnea* SARS (méduse à 8 tentacules).

De même *Gemmaria inplexa* ALDER, dont la méduse a deux tentacules (ALLMAN, HARGITT), présente à Naples une forme allogonique dont la méduse a quatre tentacules (DU PLESSIS).

Les formes méduses à 2 ou à 4 tentacules sont respectivement progénétiques par rapport aux formes méduses à 4 ou à 8 tentacules.

Echinodermata. — C'est encore par le même processus que les espèces pœcilogoniques paraissent prendre naissance chez les Echinodermes.

Chez ces animaux, des formes vivipares sont connues depuis longtemps et l'endotokie se présente d'une façon plus compliquée que chez les Cœlentérés. On peut citer parmi les Holothuries *Chirodota rotifera* (POURT.) et *Phyllophorus urna* (GRUBE) où les jeunes se développent dans la cavité du corps du parent, *Psolus ephippifer* W. THOMSON et quelques espèces de *Cucumaria* qui ont des chambres incubatrices. Parmi les Astéries, sans parler du cas bien connu d'*Asterina gibbosa*, les *Blakia* et les *Pteraster* ont un développement direct. Chez les premiers, les œufs sont incubés dans les espaces en arcades de la surface abactinale; chez les seconds, la surface dorsale forme un vaste marsupium. Parmi les Ophiures, on connaît depuis longtemps la viviparité d'*Amphiura squamata* DELLE CHIAJE et d'*Ophiacantha marsupialis* LYM. Il convient de citer encore *Amphiura magellanica* STUDER, *Ophiacantha vivipara* STUDER et *Ophiomyxa vivipara* d'après les recherches de SMITH et STUDER sur les Echinodermes des mers antarctiques.

Enfin, chez les Oursins, il suffit de rappeler parmi les cas de viviparité signalés par WYVILLE THOMSON les curieux marsupiums ambulacraires d'*Hemiaster Philippii* (76).

En étudiant la distribution géographique de ces diverses espèces, on comprendra comment nous avons été conduit à formuler, dès 1878, la règle suivante :

Dans un groupe déterminé, les types à embryogénie condensée deviennent de plus en plus nombreux à mesure que l'on s'avance vers les pôles. Les embryons pélagiques sont plus spécialement adaptés aux eaux des mers chaudes.

Ces propositions sont vraies surtout pour les animaux littoraux et ne peuvent s'appliquer sans restriction à ceux qui vivent dans les profondeurs ou qui suivent les courants marins.

Quoi qu'il en soit, nous devons nous attendre, d'après ce qui précède, à retrouver la pœcilogonie chez les Echinodermes. Et en effet, LUDWIG a fait la remarque intéressante qu'*Asterina cephea*

VAL., de la mer Rouge et de l'Océan Indien, espèce si voisine d'*A. gibbosa* de nos mers qu'on pourrait la considérer comme une simple variété, présente contrairement à cette dernière, et conformément à la règle générale, les pores génitaux à la partie dorsale. Il a constaté le fait sur plusieurs exemplaires venant des Philippines. *Asterina cephea* habitant les mers chaudes, abandonne au hasard de la vie pélagique des œufs qui doivent donner naissance à des larves nageuses ; *A. gibbosa* des mers tempérées rassemble et protège sous sa face ventrale de gros œufs d'où sortent des embryons très peu mobiles et déjà fort avancés dans leur développement.

A. gibbosa n'est donc qu'une forme pœcilogonique de *A. cephea*. De même *Asterias Muelleri* n'est sans doute qu'une variété pœcilogonique septentrionale du vulgaire *Asterias glacialis* des côtes de France [SARS (44)].

L'Ophiothrix fragilis MUELLER, espèce si variable et à si large dispersion, est également un type pœcilogonique en voie d'évolution et qui se divisera probablement en plusieurs espèces distinctes dans un avenir plus ou moins éloigné.

Suivant les conditions éthologiques, l'évolution de cette Ophiure se fait tantôt par des *Pluteus* normaux (comme dans la Méditerranée), tantôt par des *Pluteus* imparfaits tels que ceux étudiés par APOSTOLIDES (à Roscoff), tantôt même par des embryons très condensés, incapables de nager et qui donnent une Ophiure presque sans métamorphoses (à Wimereux, etc.).

Gymnotoca. — Parmi les Annélides, la famille des Polygordiens nous offre un cas de pœcilogonie tout à fait comparable à ceux des Cœlentérés et des Echinodermes.

Confirmant et complétant les recherches antérieures de METSCHNIKOFF et de RAJEWSKI, WOLTEREK (41) a montré que *Polygordius lacteus*, type de la mer du Nord, suit un développement très différent de celui de sa variété à peine distincte *P. neapolitanus*, de la Méditerranée, étudiée à Naples par HATSCHKE. Ici encore, c'est le type septentrional qui est cœnogénétique. Les discordances ne portent pas uniquement sur les processus évolutifs mais aussi sur des particularités histologiques profondes (structure des néphridies et du système nerveux). La température ne semble pas d'ailleurs être le seul facteur agissant, car KLEINENBERG et SPENGEL ont recueilli

dans le plankton, à Messine et à Naples, des larves de *Polygordius* ressemblant à celles de la mer du Nord.

Nous parlerons plus loin des faits très intéressants de pœcilogonie saisonnière récemment signalés par LAUTERBORN (93) chez certains Rotifères (*Anuraea*).

L'aspect différent et les dimensions également différentes des œufs chez les Chétopodes Néréidiens, selon qu'ils sont pondus par la forme *Nereis* ou par la forme *Heteronereis*, me porte à supposer qu'il existe aussi chez ces animaux des phénomènes de pœcilogonie et peut-être une adaptation plus parfaite à la vie pélagique chez les descendants de la forme hétéronéréidienne.

Enfin c'est avec raison, pensons-nous, que CAULLERY et MESNIL (98) ont rattaché à la pœcilogonie les particularités de développement très singulières qu'ils ont découvertes chez les Cirratuliens et les formes épitokes de *Dodecaceria*.

Des phénomènes de pœcilogonie (avec reproduction progénétique) ont été récemment observés par CUËNOT (94) chez un Mollusque Nudibranche, *Staurodoris verrucosa*. CUËNOT a fait ressortir l'importance de cette constatation pour l'étude taxonomique des Doridiens.

Mais les zoologistes désireux d'étudier la pœcilogonie chez les Mollusques devront principalement porter leur attention sur les faits récemment groupés par BOETTGER (93) sous le nom d'ailleurs assez impropre d'*hétérostylie*. Les données malheureusement trop rares que je possède sur cette question m'ont été fournies en grande partie par BOETTGER lui-même et surtout par mes amis H. FISCHER, P. PELSENER et PH. DAUTZENBERG que je tiens à remercier de leur obligeante assistance.

Par *hétérostylie*, BOETTGER désigne la particularité présentée par certains genres de Mollusques Gastéropodes (Pleurotomides, *Purpura* des mers chaudes, etc.) où l'on rencontre des groupes d'espèces conjuguées ayant la même coquille mais avec des apex différents.

Les meilleurs exemples se trouvent, d'après BOETTGER, dans le mémoire de R. STURANY: Expeditionen S. M. Schiff Pola in das Rote Meer; Zool. Ergebnisse (*Denkschr. math. nat. Cl. K. Akad. d. Wiss. Wien*, Bd. 74, 1903). Il s'agit de *Murex tribulus* L. (p. 219) et de *Fusus bifrons* STUR. (p. 220). Les figures 3 a et 4 a de la Pl. I, relatives à *Fusus bifrons* et à sa variété *paucicostata*, sont

particulièrement instructives (¹). La protoconque, rudimentaire dans le type, est très développée chez la variété.

Toutefois il n'y a pas chez les formes adultes identité absolue, car dans la variété *paucicostata* les varices longitudinales disparaissent plus vite et sont absentes sur les derniers tours comme cela est expliqué dans le texte (p. 221). Il n'est pas rare d'observer chez notre *Sipho gracilis* de pareilles différences dans l'embryon avec des coquilles adultes beaucoup plus semblables que dans le cas signalé par STURANY.

Des espèces d'une hétérostylie approximative, c'est-à-dire montrant des apex embryonnaires très différents avec des coquilles adultes à peu près semblables, se rencontrent chez les Pyramidellidés où des formes appartenant au genre *Parthenina* ont le sommet embryonnaire immergé, tandis que d'autres très voisines pour les derniers tours de l'adulte ont le sommet hétérostrophe bien visible et très dégagé.

Des cas assez précis d'hétérostylie peuvent aussi être constatés chez *Purpura haemostoma* L. (voir fig. dans: DAUTZENBERG, Contributions à la faune malacologique des îles Açores. *Résultats Camp. Monaco*, 1890, pl. I) et chez *Purpura sertata* HEDLEY (Scientific Results of the trawling Expedition of H. M. C. S. «Thetis». *Memoirs of Australian Museum*, IV, 1903, p. 303, fig. 96).

Chez les *Pleurotoma* et particulièrement chez les *Pleurotoma* des grandes profondeurs qui présentent aussi des cas d'hétérostylie, les choses ont moins de netteté en ce sens que la séparation n'est pas aussi marquée entre la protoconque et les tours suivants. Toutefois on pourra examiner avec profit, au point de vue qui nous occupe, deux espèces signalées par WATSON (Challenger's Reports, Part. XLII): *Clathrella compsa* (Pl. XIX, fig. 9) et *Clathrella porcellana* (pl. XXVI, fig. 13).

Enfin il existe des *Triforis* dextres ayant le sommet caréné et treillissé des *Triforis*, mais dont la partie adulte rappelle à s'y méprendre la partie similaire des *Cerithiopsis* qui ont l'apex sans carène, lisse et de forme bien différente. On peut trouver aussi des *Bittium* et des *Cerithiopsis* réalisant ce phénomène d'hétérostylie entre espèces de genres distincts.

(¹) *Fusus bifrons* a été décrit par STURANY en 1900 (*K. Akad. d. Wiss. Wien. Sitz. Math. Naturw. Cl.*, pp. 197-198).

Dans ces derniers cas il est évidemment très difficile de décider si l'on doit faire intervenir la pœcilogonie ou si la ressemblance constatée n'est pas due plutôt à la convergence des adultes sous l'influence de conditions éthologiques similaires ou par l'action de l'orthogénèse. La même difficulté se retrouve comme nous le verrons dans d'autres groupes et principalement chez les Insectes (voir ci-dessous p. 169).

Mais le plus souvent la pœcilogonie hétérostylique des Mollusques Gastéropodes trouve, pensons-nous, une explication satisfaisante dans les conditions d'existence très diverses où peut se rencontrer l'embryon de ces animaux qui tantôt se développe au rivage et tantôt mène une existence pélagique.

C'est ainsi que chez *Purpura lapillus*, espèce de la zone des *Fucus*, le développement est absolument direct (avec une curieuse adelphophagie embryonnaire bien étudiée par P. PELSENEER) tandis que d'autres espèces du même genre ont, comme nous l'avons dit, une protoconque pélagique très différente des autres tours et séparée de ceux-ci par un bourrelet saillant. Ces formes larvaires pélagiques à velum très étendu sont même assez tranchées pour avoir été considérées naguère comme des genres distincts (*Sinusigera* D'ORBIGNY, *Cheletropis* FORBES). Leur présence ou leur suppression dans une espèce suffit, comme le remarque SIMROTH (04), à faire apparaître l'hétérostylie.

Platyelmia. — Le phylum des Vers plats et en particulier le groupe des Trématodes semble être la terre promise des types pœcilogoniques. Nulle part ailleurs, si ce n'est peut-être dans la classe des Batraciens, on ne trouve une pareille plasticité des formes embryonnaires et une si grande facilité d'adaptation des larves aux diverses conditions de milieu.

Nous rappellerons tout d'abord les beaux mémoires de ZELLER sur *Polystomum integerrimum* où se trouvent si bien décrites les deux taxies évolutives suivies par ce parasite, selon qu'il s'arrête sur les branchies du têtard pour y achever son évolution, ou que, pénétrant dans l'intestin, il arrive finalement à l'état parfait dans la vessie de la Grenouille transformée. Chez *Polystomum* la pœcilogonie est divergente, c'est-à-dire que les formes adultes elles-mêmes ne se ressemblent plus, même au point de vue anatomique, et, chose intéressante, la forme ectoparasite du têtard concorde par son

organisation avec une autre espèce le *P. ocellatum* RUB. parasite externe de la tortue *Emys lutraria* BP.

Mais, aujourd'hui que nous savons d'une façon certaine que les germes contenus dans les rédies et les sporocystes ont la valeur de véritables œufs, nous pouvons dire que les diverses complications du cycle ontogénique des Trématodes appelés Digénétiques s'expliquent merveilleusement par une pœcilogonie due à l'abondance plus ou moins grande de nourriture, et accompagnée de progénèse dans une partie des phases évolutives.

Les formes pœcilogoniques plus ou moins progénétiques (rédies et sporocystes) se succèdent sans interruption jusqu'au moment où, les réserves de l'hôte étant épuisées et la nécessité de la dissémination se faisant alors sentir, on voit se produire en effet une forme disséminatrice active, le *cercaire*, qui aboutit rapidement à l'état adulte normal du Distome.

Ainsi disparaît du cadre de la Génésiologie un des modes évolutifs les plus embarrassants à expliquer parmi les phénomènes réunis arbitrairement autrefois sous le nom de générations alternantes.

Chez les Turbellariés, les belles recherches de E. BRESSLAU (04) ont commencé à jeter quelque lumière sur le problème très complexe du dimorphisme évolutif par œufs d'été et œufs d'hiver, et il est probable que les résultats obtenus dans ce groupe pourront être étendus à d'autres Métazoaires tels que les Rotifères, les Gastro-triches, etc..

La dissogonie des Cténophores, que CHUX nous a révélée dans une série de travaux intéressants, se relie en partie aux faits précédents, en même temps qu'elle présente des analogies frappantes avec la néoténie des Axolotls et la progénèse (avec évolution ultérieure) des Salmonides (1).

(1) La *néoténie* ne doit pas être confondue avec la *progénèse* : Il y a néoténie quand un animal, en devenant adulte, retient certains caractères infantiles. Un homme adulte qui a gardé ses dents de lait (nous en connaissons des exemples) est un cas de néoténie partielle. Chez les néoténiques, la croissance continue, mais avec des arrêts de développement plus ou moins nombreux. Il y a progénèse, au contraire, quand dans un développement normal et avec une croissance normale, les organes génitaux évoluent prématurément, et permettent à l'animal de se reproduire avant que sa croissance soit terminée et qu'il ait pris les caractères de l'adulte. L'apparition des signes de la puberté et le fonctionnement des organes génitaux chez les enfants de l'un et l'autre sexe constituent des cas bien connus de progénèse chez l'espèce humaine. Pratiquement, chez les animaux inférieurs surtout, il est parfois assez difficile de distinguer la néoténie de la progénèse. La pédogénèse est la progénèse des larves.

Nematelmia. — Chez les Nématodes, ERCOLANI (75) a signalé depuis longtemps, sous le nom de *dimorphobiose*, des particularités qui semblent bien devoir être rattachées à la pœcilogonie.

Mais ce sont surtout les recherches expérimentales de A. CONTE (80) qui nous permettent d'apprécier le rôle que les variations introduites par l'action des milieux dans l'embryogénie des Vers ronds ont pu jouer dans le polymorphisme évolutif remarquable de ces animaux à organisation si uniforme.

CONTE opérait sur des espèces à vie libre qu'il cultivait sur des milieux artificiels de composition variée.

Sur colle de pâte, *Rhabditis monohystera* s'est maintenu pendant six mois constamment vivipare; dans ces conditions, les œufs se développent dans l'utérus, y éclosent, et les embryons sont ensuite expulsés à l'extérieur. Très exceptionnellement, dans les débuts de culture sur lames, on constate des pontes d'œufs non éclos, mais toujours à des stades très avancés. L'activité reproductrice et la taille des individus adultes varient proportionnellement à la richesse nutritive du milieu. Mais que celui-ci soit riche ou appauvri, que le nombre des embryons soit grand ou petit, il y a toujours viviparité. Sur pommes de terre, les résultats sont analogues, mais la réduction de taille des individus est presque immédiate.

Dans les cultures sur peptone, les résultats sont au contraire bien différents: immédiatement, l'oviparité devient la règle, et l'on rencontre dans les cultures de nombreux œufs dont beaucoup n'ont pas encore atteint le stade à deux blastomères. Cette oviparité ne peut d'ailleurs être attribuée simplement à l'accumulation excessive des œufs dans l'utérus. En effet CONTE a pu voir, sur colle de pâte, des individus renfermant jusqu'à 105 œufs et 20 larves; ils ne pouvaient que des embryons éclos, tandis que, sur peptone, des femelles ne renfermant que 6 à 8 œufs les pouvaient au début de leur développement. Une femelle ovipare transportée sur colle de pâte redevient rapidement vivipare.

Dans ses admirables recherches sur les mues et l'enkystement des Nématodes, MAUPAS a signalé, après J. PÉREZ, que chez *Rhabditis teres*, cultivé en milieux artificiels, les embryons éclosent dans l'utérus maternel, en perforant les parois et dévorent leur mère. MAUPAS attribue ce parasitisme accidentel à l'inanition ou à la sénilité. CONTE a vu les mêmes phénomènes se produire chez *R. monohystera* lorsque la colle de pâte entre en putréfaction. Sur une

autre espèce, *Diplogaster longicauda* CLP., il a pu également en provoquer l'apparition en faisant, sur lames, des cultures dans la colle de pâte. Cette espèce, au début, ovipare, devient vivipare quand le milieu s'épuise, et les larves arrivent enfin à se développer dans le corps de la mère et à s'y enkyster.

Lorsque je m'occupais, en 1874, du développement de *Molgula socialis*, j'ai montré l'influence que pouvait avoir sur l'évolution ontogénétique d'un animal le genre de vie du progéniteur, et j'ai tenté d'expliquer de cette manière les différences de formes embryonnaires des *Molgula* à larves urodèles et des *Anurella* Ascidies si semblables entre elles à l'état adulte. L'exemple des Nématodes étudiés par CONTE confirme absolument cette interprétation.

Crustacea. — Un exemple plus curieux et plus démonstratif encore nous est fourni par la pæcilogonie d'un Palémon, le *Palaemonetes varians* LEACH, qui vit tantôt dans les eaux saumâtres des estuaires, tantôt dans des lacs depuis longtemps séparés de la mer et dont l'eau est devenue tout à fait douce. Ici, en effet, il s'agit d'animaux appartenant à la même espèce, absolument identiques entre eux à l'état adulte, et présentant un développement différent suivant qu'ils vivent dans l'eau douce ou dans l'eau salée.

Mon attention a été attirée sur ce fait au cours de l'étude très minutieuse que j'ai dû entreprendre des divers types de Palémons pour la monographie des Epicarides à laquelle nous travaillons, J. BONNIER et moi, depuis plusieurs années.

Des femelles de *Palaemonetes varians* provenant de lacs de l'Italie méridionale, comparées à celles que l'on peut recueillir dans le vieux lit du Wimereux et dans la Liane, à Boulogne-sur-mer, présentaient avec ces dernières une différence très étonnante au moment de la gestation.

Deux femelles, l'une de Naples, l'autre de Wimereux, prises au hasard, mais à peu près de même taille (4 centimètres environ de l'extrémité du rostre à celle du telson), incubaient la première des œufs longs de 3 demi-millimètres, la seconde des œufs mesurant un peu plus d'un demi-millimètre seulement; d'où les noms de variétés *macrogenitor* et *microgenitor* donnés respectivement à ces deux types.

Comme conséquence, tandis que la femelle de Wimereux portait 321 œufs, celle de Naples n'en avait que 25, et néanmoins cette dernière paraissait la plus chargée.

Le développement des *Palaeomonetes* de Naples a été tracé de main de maître par PAUL MAYER. Nous avons étudié presque simultanément, BOAS et moi (89), l'ontogénie des *Palaeomonetes* de la mer du Nord et du Pas-de-Calais, et nous avons reconnu chacun de notre côté que l'évolution de cette forme marine est beaucoup plus explicite et dilatée que celle de la forme d'eau douce dont les œufs sont chargés d'un vitellus nutritif plus abondant (à peu près dans la proportion de 27 à 1).

Il est intéressant de noter que chez l'Ecrevisse fluviatile, les œufs sont également très volumineux et le développement plus direct et plus condensé que chez les types voisins habitant la mer.

Cette loi pourrait être étendue à beaucoup d'animaux d'eau douce appartenant aux groupes les plus divers (Planaires, Oligochaetes, etc.) comparés aux types marins correspondants. La cause déterminante de cette condensation embryogénique doit être cherchée très vraisemblablement dans le fait que la concurrence vitale est moins active dans les eaux douces. Par suite, le nombre des embryons peut être réduit sans danger pour l'espèce, et dès lors ces embryons peu nombreux ont une réserve nutritive suffisante pour atteindre le plus rapidement possible, parfois même avant de quitter l'œuf, la forme définitive. La ségrégation maintient la particularité acquise et la rend constante.

J'avais pensé naguère que, peut-être, la température différente dans les deux habitats pouvait avoir joué un rôle dans l'établissement de la pœcilogonie chez *Palaeomonetes varians*. Mais, depuis, la connaissance de deux cas nouveaux et fort importants d'évolution pœcilogonique, signalés également chez des Crustacés Décapodes par W.-K. BROOKS et F.-H. HERRICK, m'a fait renoncer à cette idée.

Un crustacé macroure assez abondant sur la côte atlantique de l'Amérique du Nord, *Alpheus heterocheles*, présente trois modes de développement suivant les localités où on l'étudie. A Key-West (Floride), l'embryon sort de l'œuf, comme la jeune Ecrevisse, avec tous les caractères de l'animal adulte : le développement est condensé (cœnogénétique), ainsi que l'avait constaté PACKARD. Aux îles Bahama, au contraire, l'*A. heterocheles* a une larve qui passe par cinq états différents avant de ressembler à l'adulte ; le développement est dilaté (palingénétique). Enfin, à Beaufort (Caroline), la même espèce sort de l'œuf sous une forme assez semblable aux stades embryonnaires II et III des larves observés aux îles Bahama.

Le second cas est encore plus curieux. Dans une même localité (New-Providence, aux Bahama), l'*Alpheus Saulcyi* commensal de deux sortes d'Éponges, l'une verte et l'autre brune, présente deux modes d'embryogénie différents suivant les conditions de milieu. Les individus qui vivent dans l'Eponge verte ont un grand nombre d'œufs très petits dont le développement est dilaté; ceux qui vivent dans l'Eponge brune portent un petit nombre d'œufs très gros, d'où sortiront, par développement condensé, des larves beaucoup plus rapprochées de l'état adulte.

Le cas de l'*Alpheus Saulcyi* est donc tout à fait comparable à celui du *Palaemonetes varians*, mais comme les deux formes de cet *Alpheus* ont été observées dans une même localité, on peut en déduire que le facteur température n'entre pas en jeu non plus dans la production des variétés *macrogenitor* et *microgenitor* de *Palaemonetes*.

Dans ces exemples comme dans celui des *Clavularia* de Marseille, il serait intéressant de savoir jusqu'à quel point les variétés pœcilogoniques sont transmissibles par hérédité et dans quelle mesure elles peuvent être produites directement par l'action de facteurs primaires. HERRICK paraît croire que chez *Alpheus Saulcyi* les individus parasites de l'Eponge verte (var. *microgenitor*) sont nés parfois de la variété de l'Eponge brune (var. *macrogenitor*) et, qu'arrivées à une certaine taille, les larves ont émigré dans l'Eponge verte et se sont adaptées à ce nouvel habitat. Cette opinion ne me paraît pas absolument démontrée, bien que d'autres exemples semblent venir l'appuyer: celui de *Leptodora hyalina* notamment et celui de *Leptoclinium Lacazei* dont nous parlerons plus loin. Pour *Palaemonetes*, la question pourrait être facilement tranchée par l'expérience dans un Laboratoire maritime suffisamment installé. Les adversaires du transformisme réclament souvent des exemples de modifications accomplies pour ainsi dire sous nos yeux; il serait difficile, ce me semble, d'imaginer une expérience plus convaincante que celle réalisée par la nature sur *P. varians*, expérience qu'on pourrait varier dans divers sens, notamment en reprenant pour ce Palémon le mode opératoire suivi par SMANKEVITSCH dans ses observations sur la transformation des Artémies en Branchipes. Très importante aussi serait l'étude comparative de l'embryogénie de *Palaemonetes varians*, en eau douce, dans les divers endroits où il a été signalé comme habitant des lacs. Car il est bien évident qu'en deux points différents de son très large habitat, la ségrégation a dû s'effectuer

à des époques différentes, et l'on peut s'attendre à rencontrer des modifications ontogéniques variables et progressives avec la diminution de la salure de l'eau.

Peut-être aussi les variations dans le développement correspondent-elles seulement à un petit nombre d'états d'équilibre biologique réalisables et, dans ce cas, la pœcilogonie apparaîtrait par mutation, c'est-à-dire brusquement et sous des formes identiques en diverses localités.

Pour en revenir aux *Alpheidae*, COUTIÈRE (99), dans sa belle Monographie de cette famille de Macroures, a beaucoup augmenté les données que nous possédions relativement à la pœcilogonie des diverses espèces, et surtout à celle des espèces du genre *Synalpheus*. Mais la question demeure encore très obscure et ne pourra sans doute être résolue que sur place, par un embryologiste comprenant en même temps l'importance de la systématique et l'intérêt des observations éthologiques.

Chez les Copépodes, le développement dimorphe bien connu de *Leptodora hyalina* est manifestement en rapport avec les époques de ponte. C'est un excellent exemple de pœcilogonie saisonnière ditaxique. Par des gradations continues, les faits de ce genre nous conduisent insensiblement vers un cas limite fort important : le *dimorphisme saisonnier* de certains Insectes (Lépidoptères, Diptères, etc.).

Arachnida. — En étudiant les métamorphoses des Acariens de la famille des Tyroglyphides, TROUESSART a reconnu que, chez les *Trichotarsus*, les hypopes peuvent revêtir deux formes différentes qu'il a désignées sous les noms d'*hypope enkysté* et d'*hypope migratile*. Les deux formes semblent devoir apparaître chacune suivant les conditions éthologiques. On les rencontre en hiver, dans les colonies de *Trichotarsus osmiae* et *T. Ludwigi*, installées dans les nids d'*Osmia cornuta* et de *Megachile lonalap*. La forme enkystée est la plus nombreuse. Les deux formes sont provoquées par la disette qui règne en hiver dans les nids d'Abeilles où toutes les provisions ont été consommées. L'hypope enkysté est une forme d'hibernation ; l'hypope migratile une forme de dissémination. Ici, comme chez les Trématodes, nous nous trouvons en présence d'une pœcilogonie éthologique dépendant de l'abondance des réserves nutritives.

Insecta. — Chez les Insectes, des phénomènes de pœcilogonie

comparables à ceux observés chez les Trématodes et compliqués comme chez ces derniers par la progénèse et la parthénogénèse, ont été signalés depuis longtemps chez les Pucerons (Homoptères), les Cynipides (Hyménoptères), les Cécidomyides et les Chironomides (Diptères). Ces développements pæciologoniques sont déterminés en partie par les facteurs primaires température et alimentation.

Mais dans un grand nombre d'autres cas moins bien étudiés jusqu'à présent, il est plus difficile de démêler les causes qui ont occasionné le polymorphisme (généralement polychroïsme) des états jeunes d'une même espèce.

C'est un fait bien connu de tous les entomologistes que certains insectes, très semblables entre eux à l'état adulte, ont des larves fort différentes. De nombreux exemples de cette particularité ont été signalés, principalement chez les Lépidoptères.

Heliothis maritima et *Heliothis dipsacea*, *Acronycta psi* et *Acronycta cuspis* sont des Papillons qu'on a quelque peine à distinguer, mais dont les chenilles sont bien caractérisées. *Cucullia luctucae* et *C. lucifuga* ne pourraient pour ainsi dire pas être séparés si on ne les avait élevés de chenilles qui sont très différentes. CH. OBERTHÜR raconte que les Nymphalides *Gynoccia Dirce* et *Gynoccia Dirceoides* sont tellement pareils à l'état parfait que CONSTANT BAR ne put distinguer, à Rennes, les Papillons de ces deux espèces que lui-même avait élevés à l'île Portal, en Guyane, et qu'il avait envoyés en Europe sans avoir pris soin de les étiqueter séparément ⁽¹⁾.

Etant donnée l'insuffisance de nos connaissances relatives aux premiers états des Coléoptères, il est probable que beaucoup de cas du même genre doivent passer inaperçus dans cet ordre d'Insectes, et que, dans les familles très homogènes, des individus en apparence identiques mais vivant sur des végétaux différents appartiennent peut-être à des espèces distinctes.

Tous les Insectes à métamorphoses complètes peuvent présenter les mêmes phénomènes et, s'il est beaucoup plus rare chez les *Ametabola*, c'est que, chez ceux-ci, le passage de l'état larvaire à l'état parfait se faisant graduellement d'une façon insensible, la larve et l'imago sont soumis à peu près aux mêmes adaptations.

(1) CH. OBERTHÜR, Études de Lépidoptérologie comparée, fasc. 1, mars 1904, p. 12, note. — Voir aussi, à l'égard de ces *Gynoccia*: SEPP, Papillons de Surinam, pl. CXLIX et texte correspondant.

Au point de vue pratique, il n'est pas toujours bien commode de décider si deux formes ressemblantes sont des espèces pœcilogoniques ou des espèces convergentes. La difficulté est parfois presque insurmontable lorsque l'on ne connaît pas la bionomie des types en discussion.

Dans certains cas, cependant, la distinction est facile et le doute n'est pas permis.

Lorsque, par exemple, les espèces qui par une lente sélection sont devenues convergentes appartiennent à des genres suffisamment éloignés, les caractères anatomiques profonds et les caractères embryogéniques ne sont pas altérés par la convergence au point d'être méconnaissables. La ressemblance n'est que superficielle, et si les anciens naturalistes ont pu être trompés par l'aspect similaire des adultes examinés superficiellement, l'erreur n'est plus possible aujourd'hui. Le mimétisme si parfait cependant des *Leptalis* et des *Ithomia*, celui de *Papilio paradoxa* et d'*Euplaea midamus*, l'imitation des Danaïdes ou des Acræides par diverses espèces de *Papilio* ou de *Diadema* n'en imposent plus à aucun entomologiste. Parmi les Papillons indigènes la ressemblance, d'ailleurs moins exacte, de *Dichonia aprilina* L. et *Moma Orion* Esp. est encore un exemple du même genre ⁽¹⁾.

(1) Dans un article « Sur quelques cas de faux mimétisme », publié dans « Le Naturaliste » du 15 février 1894, M. le professeur PLATEAU regarde comme faux le mimétisme de ces deux Noctuelles, car les dates d'apparition des deux espèces sont si différentes, dit notre collègue, qu'il faudrait de véritables perturbations dans les saisons pour les rencontrer à la même époque de l'année. Nous ne pouvons accepter cette manière de voir. Les conditions que M. PLATEAU réclame pour le mimétisme *vrai* sont beaucoup trop étroites. Il suffit de lire les travaux de WALLACE pour comprendre que, même actuellement, une espèce imitative n'a pas nécessairement la distribution géographique de l'espèce mimée, l'une ou l'autre pouvant disparaître par extinction ou apparaître par introduction d'une façon indépendante dans certaines localités. Il faut, dans les questions de ce genre, envisager les espèces dont il s'agit non-seulement dans l'espace, mais dans le temps, le mimétisme pouvant survivre aux causes qui l'ont produit. En ce qui concerne les deux Noctuelles qui nous occupent, il est facile de répondre à l'objection de M. PLATEAU. *Moma Orion* paraît, en plaine, dans le mois de juin, mais dans les régions montagneuses il est plus précoce. Quant à *Dichonia aprilina*, BRUAND l'a obtenu d'éclosion printanière, et BERCE émet la supposition très vraisemblable que, en Suède, où l'hiver arrive de bonne heure, les éclosions n'ont lieu qu'au mois d'avril, ce qui justifierait le nom donné par LINNÉ (voir BERCE, Faune entomol. de France, Noctuelles, 2^e part., p. 52). D'ailleurs le mimétisme des *M. Orion* et *D. aprilina* est manifestement un mimétisme indirect; ces deux Papillons ressemblent aux Lichens, et le dessin fondamental, très constant chez les diverses Noctuelles, vient aider à la convergence.

Même lorsque la convergence des adultes a lieu chez des espèces congénères, ce qui nous prive en grande partie des indications de l'anatomie comparée, on peut encore dans bien des cas reconnaître l'origine nettement distincte des deux espèces et établir que leur ressemblance est due à l'action du milieu sur l'imago. C'est ce qui a lieu par exemple dans les cas d'isotypie. Quelque voisines que soient des formes telles que *Pieris brassicae* et *Pieris rapae*, les divers *Euplaca*, etc., le fait que ces espèces fréquentent les mêmes localités sans se confondre et sans se croiser indique clairement que les différences larvaires qu'elles présentent dans des conditions de milieu identiques sont des différences phylogéniques anciennes.

La chose est encore bien plus évidente lorsqu'il s'agit d'Hyménoptères parasites isotypes dont les larves ont habité dans un même hôte ou de parasites des végétaux dont les larves ont vécu côte à côte sur la même plante. *Hormomyia capraeae* BREMI se distingue à peine à l'état adulte d'une autre Cécidomie (*Rhabdophaga* sp.) vivant également sur le *Salix capraea* et dont la galle a été décrite par SCHECHTENDAL sous le n° 332 de ses *Gallbildungen* (*Zoocécidien*, 1891, p. 40). Mais les larves de ces deux Diptères restent distinctes et produisent des galles très différentes sur les feuilles du même arbre. Il n'y a donc nul doute que la ressemblance des adultes est une simple convergence et n'indique pas une parenté immédiate ⁽¹⁾.

Lorsqu'au lieu de vivre dans un même milieu les larves ont un habitat différent, la question devient beaucoup plus délicate à résoudre.

GUÉNÉE (58), dans un remarquable mémoire *Sur quelques Bombyx européens*, a considéré comme espèces distinctes deux types, *Bombyx spartii* et *Bombyx callunae* PALEN, qui représentent l'un une forme méridionale, l'autre une forme septentrionale

(1) Un cas opposé à celui de la convergence est celui de la divergence des adultes chez des espèces ayant des larves semblables. Les exemples de ce genre, innombrables chez les Coléoptères et surtout chez les Hyménoptères et les Diptères, peuvent aussi se rencontrer chez les Lépidoptères : « Il m'est éclos, dit DE GRASLIN, dix à douze variétés d'*Agrotis ripae* si différentes entre elles que j'aurais été fort embarrassé pour les déterminer si je ne les avais élevés de la même chenille ». Les *Orthosia instabilis* et *gracilis* sont dans le même cas. Les *Jochæra alui*, d'Europe, et *J. funeralis*, d'Amérique, différents à l'état adulte, ont la même chenille. De pareils faits rendent plus compréhensibles les exemples de pœcilogonie énumérés ci-dessus.

de *B. quercus* L. Si l'on examine une collection un peu étendue de *B. quercus*, on voit facilement qu'il est à peu près impossible de séparer les adultes de ces trois espèces, certaines formes de *B. quercus* passant manifestement, comme GUÉNÉE et BELLIER DE LA CHA-VIGNERIE le reconnaissaient déjà, soit à *B. spartii* soit à *B. callunae*.

GUÉNÉE a découvert que la chenille jeune de *B. callunae* diffère de celle de *B. quercus*, mais que les divergences ne tardent pas à diminuer après les premières mues et finissent même par disparaître.

On pourrait être tenté de voir dans cette dissemblance des larves à l'état jeune une preuve de la séparation primitive des deux espèces. Mais l'habitat différent suffit, il me semble, à expliquer cette divergence; l'une des deux formes, sans doute *B. callunae*, a gardé la livrée de la première larve ancestrale qui s'est altérée chez *B. quercus* et *B. spartii*, et ces espèces doivent vraisemblablement être considérées comme des formes pœcilogoniques fixées et légèrement modifiées à l'état adulte.

Il en est de même, pensons-nous, pour *Eriogaster lanestrís* L., *Eriogaster arbusculæ* FRÉ. et *Eriogaster senecta* GRAES, dont la ressemblance à l'état adulte est très grande, bien que les chenilles divergent considérablement.

On hésite davantage à se prononcer lorsqu'à la différence de nourriture vient s'ajouter quelque autre particularité éthologique (le nombre des générations par exemple). Je crois cependant qu'il faut encore considérer comme un cas de pœcilogonie l'exemple de *Leioptilus carphodactylus* HB. et de sa variété *buphthalmi* HFM., qui diffèrent par la chenille et par la chrysalide, et dont l'un vit sur *Inula conyza* et n'a qu'une génération, tandis que l'autre se nourrit de *Buphthalmum salicifolium* et paraît deux fois dans l'année (1).

Peut-être aussi doit-on considérer comme pœcilogonique saisonnier le *Charaxes Jasius*. [GIARD (04)].

Nous avons d'ailleurs des preuves directes et indiscutables de l'existence de la pœcilogonie chez les Insectes.

SIEBOLD (37) avait déjà signalé, sans préciser le nom de l'espèce, la viviparité de certains Ephémères. Les recherches ultérieures de CALORI (48), de CAUSARD (96) et de HEYMONS (97) ont prouvé que le vulgaire *Chlocopsis diptera* LATREILLE, ovipare dans le Nord de

(1) O. HOFFMANN, *Illustrierte Zeitschr. f. Entom.*, Bd. III, 1898, p. 341.

son habitat (Berlin, France septentrionale), devient vivipare dans le midi de la France et en Italie. C'est donc un exemple de pœcilogonie géographique en sens inverse de ceux que nous avons vu exister chez les Echinodermes et plusieurs autres groupes d'animaux marins. Peut-être aussi, dans certains points de l'habitat de *Chloeopsis* s'agit-il, comme l'a suggéré HEYMONS, d'une pœcilogonie saisonnière.

Dans deux mémoires très importants, publiés en Russe, et dont nous devons l'analyse à notre savant collègue C.-R. VON OSTEN-SACKEN, l'entomologiste russe PORTCHINSKY a démontré que la vulgaire *Musca corvina* présente deux formes larvaires distinctes dans les diverses parties de son vaste habitat. Dans le nord de la Russie, cette Mouche coprophage pond généralement vingt-quatre œufs de taille moyenne, d'où sortent des larves qui présentent deux phases très nettes d'évolution. En Crimée et dans le sud de la Russie, où les Insectes coprophages sont plus abondants et par suite la concurrence vitale plus intense, le même Diptère ne pond plus qu'un œuf très volumineux, dont la métamorphose très rapide et condensée rappelle celle des Pupipares, la larve arrivant presque d'emblée à sa dernière phase évolutive.

Ainsi, comme le dit OSTEN SACKEN :

« The wonderful power of adaption of these larvae to their environment in a certain measure, destroys the parallelism which we naturally expect to exist between the systematic characters of larva and imago. . . . Distantly related species belonging to different genera issues from larvae almost indistinguishable from each other. Again closely related and almost indistinguishable imagos, species of the same genus differ in their oviposition (size and number of eggs) and their larvae follow a different law of development (as to the degree of maturity the larvae reaches within the body of the mother, the number of stages of development it passes through) ».

Des faits analogues sont d'ailleurs connus chez divers Lépidoptères et notamment chez le Ver à soie du mûrier (*Serica mori*). Dans le sud de l'Europe, cette espèce fournit une race intéressante, dite Trevoltini, qui, non seulement donne plusieurs générations annuelles, mais se distingue du type en ce que les chenilles ne subissent que trois mues au lieu de quatre. Cultivée dans le nord, cette race ne tarde pas à reprendre les caractères ordinaires de l'espèce (la seconde ou la troisième année) ainsi que l'a constaté ROBINET.

Comme la chenille de *Sericaria mori* varie peu en grandissant, la particularité physiologique de la suppression d'une mue ne frappe guère l'œil ; mais dans d'autres cas, les modifications morphologiques sont plus apparentes.

TH. GOOSSENS (70) a signalé plusieurs exemples parfaitement nets de pœcilogonie géographique chez les Lépidoptères.

La chenille de *Deilephila euphorbiae* ne présente pas dans l'Ardèche et dans le département du Var le pointillé jaune ordinaire, et les taches rosées sont remplacées par des taches jaune pâle. La chenille d'*Heliothis marginata*, blonde ou verte, dans le nord, est le plus souvent d'un brun presque noir en Provence. Dans le midi de la France, la partie dorsale de la chenille de *Zygaena fausta* est presque toujours fauve ; à Paris cette partie est vert d'eau.

Que dans les cas de ce genre, les adultes des deux variétés pœcilogoniques arrivent à différer quelque peu aux deux extrémités de leur habitat, et l'on ne manquera pas d'établir deux espèces que les divergences larvaires paraîtront rendre tout à fait légitimes.

C'est ce qui est arrivé bien certainement pour un grand nombre d'espèces dites *vicariantes* ou *représentatives* de l'ancien et du nouveau continent : *Triaena psi* et *Triaena occidentalis* par exemple. La comparaison des Iconographies de GUÉNÉE et d'ABBOTT est très instructive à cet égard. (Voir aussi TUTT, British Noctuae, V, 1892, Introduction, p. XVI).

Parfois même, la variation des adultes portant exclusivement sur les caractères anatomiques de l'armature génitale, les formes pœcilogoniques, tout en gardant une grande ressemblance à l'état adulte, ne pourraient plus être croisées, et cet état d'amixie facilitera plus tard la divergence des deux espèces, même si-elles restent en contact en divers points de leur habitat. C'est ainsi que, d'après GROTE et SMITH, *Agrotis haruspica* et *Agrotis rubifera* sont des formes américaines représentatives des types européens *A. augur* et *A. rubi* dont elles diffèrent seulement par l'armature génitale mâle.

Au même ordre d'idées se rattachent l'étude des variétés génitales de certains Orthoptères, des Lépidoptères *Hesperidae* du genre

Nisoniades et des diverses espèces d'Homoptères du genre *Typhlocyba* du groupe de *T. rosae*, *hippocastani*, *Douglasi*, etc.

J'ai signalé ailleurs la ressemblance extraordinaire de ces Cicadelles qui vivent sur les mêmes végétaux et aux mêmes époques mais dans un état d'amixie forcée. Les parasites de ces *Typhlocyba* (Diptères et Hyménoptères) étant identiques, il est difficile de voir dans cette ressemblance un mimétisme direct ⁽¹⁾.

Mais, dès que les modifications de l'appareil génital interviennent, on peut se demander si elles n'ont pas précédé et déterminé la pœcilogonie au lieu d'être causées par elle ou produites après elle. Cette question est difficilement résoluble aujourd'hui et rentre dans les nombreux problèmes que ROMANES a posés dans son travail sur la sélection physiologique.

Quant aux causes prochaines de la pœcilogonie polytaxique (le plus souvent ditaxique) des larves des nombreux Lépidoptères, il est difficile d'en donner dès à présent une explication Lamarekienne. Je me suis contenté d'en esquisser naguère une tentative d'interprétation Darwinienne en rattachant cette pœcilogonie au mimétisme évolutif et défensif ⁽²⁾ ; mais il est clair que nous devons nous efforcer d'aller plus loin aujourd'hui. L'étude des pigments, telle que l'a entreprise M. VON LINDEN, jettera sans doute quelque lumière sur ce sujet délicat.

Dans plusieurs circonstances, la pœcilogonie paraît due, comme nous l'avons dit ci-dessus, à la nourriture différente des larves. Si certaines chenilles sont modifiées directement par la plante nourricière, comme cela est connu chez un grand nombre d'espèces, (*Eupithecia*, etc.), on comprend aussi que quelques-unes se soient adaptées définitivement à une plante déterminée et aient gardé d'une façon permanente une livrée nouvelle. E. POULTON a montré en effet, après bien d'autres, que beaucoup de chenilles se laissent mourir de faim, plutôt que de toucher à une nourriture dont leur race a perdu l'habitude. Peut-être est-ce à une pœcilogonie nourricière qu'il faut attribuer les livrées différentes des chenilles de *Cucullia verbasci* et *C. scrophulariae* par exemple, Noctuelles dont la ressemblance

(1) A. GIARD, Sur la Castration parasitaire des *Typhlocyba* par une larve d'Hyménoptère, *Aphelopus melaleucos* DALM. (*C.-R. de l'Acad. des Sc.*, 8 juillet et 4 nov. 1889).

(2) A. GIARD, Recherches sur les Synascidies (*Archiv. de Zool. expér. et gén.*, t. I, 1872, p. 561, note).

à l'état adulte ne s'explique guère facilement par la convergence.

Enfin certains cas de ressemblance chez des Insectes dont les larves sont différentes mais vivent dans les mêmes localités, parfois même sur les mêmes plantes, sont difficiles à interpréter dans l'une ou l'autre des alternatives, convergence ou pœcilogonie. Nous citerons entre autres cas énigmatiques celui de *Lithosia complana* et *L. lurideola*, et celui de *Deilephila Euphorbiae* et de *D. Nicaca*.

Tunicata. — Les Tuniciers, comme beaucoup d'animaux à larves pélagiques, présentent d'assez grandes variations dans leur ontogénie, même chez une espèce donnée, et la fixation de la larve urodèle dépend beaucoup de l'état du milieu aquatique où elle est placée.

Un fait d'une grande importance et qui n'a pas suffisamment attiré l'attention, c'est que, chez les Synascidies, la rapidité du développement et le nombre des blastozoïtes produits par un même œuf au début de l'évolution dépend très souvent, dans une large mesure, des conditions éthologiques. J'ai insisté autrefois sur l'indépendance relative des diverses rudiments de l'oozoïte et des blastozoïtes, et sur les variations que présente l'embryogénie des Ascidies composées suivant les conditions de milieu et les réserves nutritives mises à la disposition de l'embryon. Dans ses intéressantes recherches sur les Tuniciers, LAHILLE (90) nous a donné un nouvel exemple fort démonstratif de ces variations. Le *Leptoclinum Lacazei* GIARD (*Diplosomoides Lacazei* LAHILLE), espèce des eaux assez profondes, présente des œufs de deux sortes qui peuvent se rencontrer dans un même cormus. Les uns, pauvres en vitellus nutritif, donnent de petites larves dont la queue se résorbe de très bonne heure et qui n'ont pas encore bourgeonné le troisième jour après la naissance au moment où elles se fixent. Les autres, riches en deutoplasme, produisent des larves qui nagent encore le quatrième jour et contiennent déjà une colonie de trois individus dont deux blastozoïtes pourvus de branchies; au bout d'une douzaine d'heures, après la fixation on a une colonie d'une dizaine de blastozoïtes.

Nous avons dans ce cas un développement pœcilogonique des produits génitaux issus d'un même cormus. Chez les *Colella*, CAULLERY (96) nous a révélé un cas fort curieux de pœcilogonie gemmipare qui devra être rapproché peut être des particularités si extraordinaires du bourgeonnement de *Doliolum* et d'*Anchinia*.

Vertebrata. — C'est EHRENBAUM (96) qui, le premier, à ma connaissance, signala un cas de pœcilogonie chez les Poissons. En étudiant le développement de l'Esturgeon, à l'embouchure de l'Elbe, cet excellent naturaliste fut frappé des différences qui existaient entre ses observations et celles de J.-B. RYDER faites sur le même Poisson en Amérique. Tandis que, dans l'Elbe, il ne s'écoulait guère plus de 70 à 80 heures entre le moment de la fécondation et celui de l'éclosion des larves, RYDER indique, pour l'Esturgeon du fleuve Delaware, un délai de 6 jours, c'est-à-dire à peu près le double. Cette différence ne peut-être attribuée exclusivement à la température, car les larves observées par RYDER mesuraient 11,5 mm. et étaient un peu plus évoluées que celles étudiées par EHRENBAUM qui avaient 9,3 mm. de longueur. Les plus jeunes larves de l'Elbe présentaient quelques caractères embryonnaires qui manquaient aux tout premiers stades figurés par RYDER. Ceux-ci ressemblaient au stade 2 des planches d'EHRENBAUM correspondant aux larves de 11 mm. dans le Delaware.

EHRENBAUM a lui-même rapproché ces faits de ceux que nous avons signalés BOAS et moi chez *Palaemonetes varians* et qui constituent un des meilleurs exemples de pœcilogonie. Il est probable que des recherches ultérieures montreront que l'évolution cœnogénétique des Esturgeons du Delaware est due à une salure moins intense des eaux du fleuve américain comparées à celles de l'Elbe.

Quelque temps après, HEINCKE (78) découvrit des faits analogues chez un autre Poisson à très vaste dispersion, le Hareng (*Clupea harengus*). Le jeune Hareng des eaux saumâtres de la Schley appartenant à la race de printemps (*Frühjahrshering*) sort de l'œuf dans un état d'évolution remarquablement plus avancé que la larve du Hareng d'eau salée de la baie d'Eckerfærder qui appartient à la race d'automne (*Herbsthering*).

Il importe de remarquer que, outre le facteur salure, nous voyons intervenir ici la saison.

Des observations de BRUNO HOFER (97), de IMHOF (96) et surtout de A. FEDDERSEN (95), il semble bien résulter que l'Anguille est aussi un Poisson pœcilogonique susceptible de donner en mer une larve pélagique *Leptocephale* comme l'ont démontré surtout les travaux de GRASSI et CALANDRUCCIO, ou de se développer plus ou moins cœnogénétiquement en eau saumâtre ou en eau douce. D'après FEDDERSEN, l'Anguille du nord serait même devenue en certains

points *strictly fresh water species*, différente de l'Anguille migratrice par des caractères bien définis.

Dans mes dragages aux îles Glenans et au large de Concarneau, il m'est arrivé souvent de recueillir de jeunes Congres déjà parfaitement transformés et d'une taille notablement inférieure aux *Leptocephalus Morisii* que je trouvais abondamment, non loin de là, dans l'anse de Porzou. Il est d'ailleurs manifeste que des modifications, même très légères, dans les conditions éthologiques peuvent déterminer rapidement des changements morphologiques dans l'ontogénie de divers Poissons.

A Wimereux, en avril, mai, le filet fin permet de se procurer en abondance des larves de Plies (*Pleuronectes platessa*) longues de 10 à 12 mm. encore parfaitement symétriques et transparentes. Transportées en aquarium, ces larves se couchent sur le côté et commencent à se pigmenter dès le lendemain, tout en continuant d'ailleurs à évoluer très normalement.

D'une façon générale, je puis d'ailleurs confirmer les vues émises il y a déjà longtemps par WHELDON: beaucoup de larves nageuses peuvent prolonger plus ou moins longtemps leur existence pélagique, quelquefois même acquérir une maturité progénétique et néoténique sous cet état, et, inversement, beaucoup de ces larves peuvent aussi se fixer plus rapidement que de coutume si elles sont placées brusquement dans une eau dormante ou dans des conditions nouvelles de température, d'oxygénation, etc.

Les Batraciens sont, comme les Trématodes, un groupe de choix pour l'étude expérimentale de la pœcilogonie. La néoténie, normale chez l'Axolotl, accidentelle chez les Tritons, a donné lieu à des mémoires nombreux et importants qui ont fait ressortir la plasticité embryonnaire de ces Urodèles.

Les mémorables expériences de MARIE VON CHAUVIN sur la Salamandre vivipare (*Salamandra atra*) constituent un des plus beaux exemples qui se puisse citer de pœcilogonie expérimentale.

Ces recherches ont été reprises récemment par KAMMERER (04) qui a démontré en outre que le développement palingénétique de *Salamandra maculosa* pouvait être plus ou moins abrégé par l'action des milieux (dessèchement, etc.). S'il est exagéré de conclure avec KAMMERER à l'unité spécifique des deux formes *Salamandra atra* et *Salamandra maculosa*, les faits observés n'en sont pas moins

très instructifs pour expliquer la formation des deux espèces aux dépens d'un type ancestral commun.

Chez les Anoures, HERTWIG a réussi à transformer l'œuf holoblastique de la Grenouille en un œuf méroblastique en condensant le jaune au moyen d'un centrifugeur.

Les particularités si diverses d'incubation que nous offrent beaucoup de Batraciens des régions chaudes, permettent de comprendre comment les caractères embryogéniques ont pu se modifier et différer chez des genres très voisins et même chez les espèces d'un même genre.

Nototrema marsupiatum, du Pérou et de l'Équateur, porte un très grand nombre d'œufs de très petite taille. *Nototrema oviferum*, du Venezuela, ne porte que 30 œufs environ, de grandes dimensions. Il y donc entre ces deux formes le même rapport qu'entre les variétés *microgenitor* et *macrogenitor* de *Palaemonetes varians*.

Hylodes Martinicensis présente une embryogénie plus ou moins condensée selon la sécheresse ou l'humidité des diverses îles qu'elle habite dans les Antilles. On trouve d'autres exemples fort intéressants dans le résumé très complet et très suggestif que LILIAN SAMPSON a donné de la question dans *American Naturalist* (sept. 1900) ou dans celui que WIEDERSHEIM a publié vers la même époque dans *Biologisches Centralblatt*.

La viviparité de *Lacerta vivipara* et celle de la Vipère, qui n'est qu'une oviparité (ovoviviparité) plus ou moins déguisée, peut à peine être citée comme cas de pœcilogonie, mais il existe chez les Reptiles Ophidiens des exemples plus démonstratifs de l'action des facteurs primaires sur l'évolution. Les Serpents du genre *Epicrates* pondent, suivant les circonstances, tantôt des œufs à coque parcheminée, tantôt des petits déjà complètement formés.

On peut aussi rapprocher de la pœcilogonie les faits intéressants de polymorphisme des œufs chez plusieurs Oiseaux. Les œufs de certains *Sylviidae* et *Turdidae* ont une tendance au polymorphisme ditaxique. Ainsi une série nombreuse d'œufs de *Melizophilus undatus* (BODDAERT) peut être facilement divisée en deux groupes dont l'un incline vers l'olive l'autre vers le rougeâtre (il s'agit de la couleur des mouchetures). La couleur olive des œufs d'Oiseaux a souvent une tendance à virer au bleu (Rossignols, Faisans, Pluviers,

Mouettes). Chez *Cisticola schaenicula*, chez *Uria troile*, chez le Coucou, le polymorphisme est encore plus accentué ⁽¹⁾.

A côté de la pœcilogonie éthologique (géographique ou saisonnière), on peut aussi observer, chez certains animaux, une pœcilogonie sexuelle qui parfois se manifeste déjà dans la production des œufs. Les œufs mâles et femelles de quelques *Dinophilus* (*D. apatris*), de certains Rotifères, etc., les embryons mâles à évolution spéciale des Rotifères, de la Bonellie, des Epicarides (*Entoniscus*, etc.) sont des exemples classiques de cette pœcilogonie dont l'étude est très importante au point de vue de la question si obscure de la détermination du sexe ⁽²⁾.

Une très curieuse et très instructive variété de pœcilogonie sexuelle s'observe dans le développement de certains castrats d'un sexe déterminé comparés aux individus normaux du sexe opposé, par exemple dans l'évolution convergente du plumage chez le jeune Faisan mâle et chez la vieille poule Faisane à ovaires en régression.

« Le même changement doit s'opérer de part et d'autre, dit ISIDORE GEOFFROY ST-HILAIRE, puisque le point de départ est le même et que la vieille femelle et le jeune mâle tendent vers le même but. Mais le changement se fait chez l'une et chez l'autre très inégalement vite ; à l'une il faut plusieurs années, à l'autre une seule année suffit. En outre, l'ordre selon lequel s'opère le changement n'est pas non plus exactement le même. Il suffira de comparer les jeunes mâles conservés dans tous les musées avec les détails que j'ai donnés sur les vieilles femelles pour s'apercevoir que, dans l'un et l'autre cas, le changement s'est opéré d'une manière différente. Il n'est jamais possible de dire d'une vieille poule Faisane chez laquelle le changement a commencé, qu'elle a exactement le plumage d'un jeune Faisan mâle de tel ou tel âge. *C'est donc par deux voies différentes que la nature, dans l'un et l'autre cas, marche vers un résultat finalement semblable* ». [Essai de Zoologie générale, 1841, p. 507-508].

Le morphogéniste peut tirer les déductions les plus importantes de l'étude des développements pœcilogoniques provoqués par les

(1) KOITEL, *Naumannia*, 1858, p. 137. — LUNEL, *Bull. Soc. Ornith. Suisse*, 1865, p. 9.

(2) Chez divers Lépidoptères (Sphinx, Zygènes, etc.), on observe des caractères différents de la chenille dans les deux sexes.

actions lentes mais profondes mises en jeu par la castration parasitaire.

Dans ce travail, nous n'avons envisagé que les animaux, mais il serait facile de prouver qu'il existe chez les végétaux des faits analogues au développement pœcilogonique considéré sous ses formes diverses. Nous nous contenterons de citer seulement divers mémoires de HUTH (95) de KUCKUCK et de SAUVAGEAU (99) très suggestifs à cet égard.

Outre l'intérêt qu'ils présentent en eux-mêmes, les faits que nous avons rappelés ci-dessus nous paraissent acquérir par leur groupement une valeur scientifique plus grande, et les vues d'ensemble qu'ils suggèrent favoriseront, je pense, les progrès de l'embryogénie.

La pœcilogonie, cela saute aux yeux, nous montre de la façon la plus nette et avec la précision de véritables expériences réalisées par la nature par quels processus s'est opéré le passage de l'embryogénie dilatée (palingénie) à l'embryogénie condensée (cœnogénie) dans les groupes très nombreux où ces deux modes de reproduction se rencontrent côte à côte chez des genres voisins, parfois même chez des espèces voisines. Certaines espèces pœcilogoniques ne nous offrent-elles pas en quelque sorte à volonté tantôt le premier mode évolutif, et tantôt le second, suivant les circonstances et les conditions de milieu où elles sont placées ?

Dans un mémoire des plus intéressants (03) et qui est un modèle d'observations éthologiques admirablement conduites R. LAUTERBORN a montré le lien très étroit qui unit les variations saisonnières de certains Rotifères (*Anuraca cochlearis*) à l'existence chez cette espèce d'une pœcilogonie parthénogénétique.

Ces variations saisonnières, auxquelles LAUTERBORN donne le nom de *cyclomorphoses*, s'expliquent facilement chez les animaux qui comme *Anuraca* ou comme nombre de Cladocères présentent, à côté de la reproduction sexuée, une série de générations monogoniques qui transmettent intégralement (sans l'action diminuant de l'amphimixie) toutes les modifications Lamarckiennes acquises ou augmentées par chaque génération successive sous l'influence des variations du milieu.

Les organismes limnétiques qui, comme les Copépodes, se reproduisent sans schizogonie et sans parthénogénèse, varient bien localement mais non avec périodicité saisonnière quoi qu'ils puissent présenter, comme nous l'avons vu (chez *Leptodora* par ex.), un développement pœcilogonique.

Au point de vue taxonomique, l'importance de la pœcilogonie est très grande également. Qu'une des variétés d'origine pœcilogonique issues d'une même espèce vienne à présenter une modification, si légère soit-elle, de l'état adulte, les classificateurs ne manqueront pas d'en faire une espèce nouvelle. En raisonnant d'après les idées généralement acceptées aujourd'hui, on justifierait ainsi cette création : « Sans doute, dirait-on, les deux formes sont très voisines à l'état adulte, mais les différences embryogéniques suffisent pour nécessiter une distinction spécifique ». Et, en fait, une foule d'espèces entomologiques sont établies sur des considérations de cette nature. (Par exemple dans les genres *Melitaea*, *Deilephila*, *Cucullia*, etc.).

Sans doute il ne sera pas toujours facile de distinguer si des espèces voisines sont issues de races pœcilogoniques ou si elles proviennent de formes convergentes à l'état adulte mais ayant des larves originellement distinctes. Je n'ai pas cherché à dissimuler cette difficulté ; je crois cependant, comme je l'ai dit plus haut, que dans beaucoup de cas l'expérience pourra nous aider à sortir d'embarras.

En effet, la fécondité ou l'infécondité des espèces considérées dans leurs croisements *inter se* pourra souvent permettre de reconnaître si, dans un cas donné, il y a convergence ou pœcilogonie.

Chez les espèces d'origine pœcilogonique, la différenciation des adultes portant sur des caractères quelconques et généralement indépendants du système génital, la fécondité sera le plus souvent conservée à un certain degré dans les croisements. Chez les espèces convergentes, au contraire, la différenciation spécifique étant établie depuis longtemps et bien antérieurement à la convergence, les croisements seront stériles et souvent même impossibles. J'ai constaté, par exemple, que les diverses espèces de *Typhlocyba* de la section de *T. Rosae*, si merveilleusement convergentes qu'on les distingue difficilement même à la loupe, sont entre elles dans un état d'amixie forcée, l'appareil copulateur présentant des différences énormes chez des formes qui paraissent identiques et qui vivent souvent côte à côte sans jamais pouvoir se croiser (*T. Rosae*, *T. Hippocastani*, *T. Douglassi*, etc.). La comparaison des formes pœcilo-

niques et des formes convergentes nous explique ainsi, dans une certaine mesure, les différences qui existent au point de vue de la fécondité des croisements de diverses espèces sauvages, différences qui ont vivement, et à juste titre, préoccupé DARWIN et ROMANES.

Dans tout ce qui précède, j'ai apporté, je crois, pas mal de données nouvelles, mais je me suis borné le plus souvent à rapporter des faits déjà connus, dont quelques-uns n'avaient pas, ce me semble, attiré l'attention d'une façon suffisante, et j'ai cherché à dégager de ces faits des points de vue nouveaux.

En créant le mot de Pœcilogonie pour désigner tout un ensemble de phénomènes évolutifs, en apparence assez dissemblables, j'ai parfaitement conscience de n'avoir pas supprimé du même coup toutes les difficultés de la question. Mais il y a déjà un progrès réalisé quand des problèmes, même non résolus, sont rattachés à un autre problème considéré jusque là comme distinct, et nos explications scientifiques ne sont généralement pas autre chose. On l'a dit fort justement :

« L'exemple si mémorable de l'illustre NEWTON, nous invite à considérer un phénomène naturel comme suffisamment expliqué, dès que nous pouvons le synthétiser, c'est-à-dire (littéralement) le poser en compagnie de plusieurs autres » (RAOUL BARON, 1888).

BIBLIOGRAPHIE

-
00. APPELLÖF. — Studien ueber Actinienentwicklung (*Bergens Museum Aarbog*, 1900, n° 1, p. 4, note 1).
89. BOAS (J.). — Kleinen Carcinol. Mittheil. ueb. d. ungleicher Entwick. d. salzw. u. der süßwasser Form v. *Palaemonetes varians* (*Zool. Jahrb. f. System.* Bd. IV, p. 793-805, Pl. XXXIII). — Voir aussi *Vidensk. Meddel. fra natur. Foren. i Kjobenhavn*.
03. BÖTTGER (O.). — Ueber den wissenschaftlichen wert den Schnecken- und Muschelschelen (*Ber. Senckenb. nat. Ges.*, 1903, p. 177-187).
03. BOULENGER (G.-A.). — On the nursing habit of a South-american frog (*Proc. Zool. Soc. London*, 1903, II, pp. 115-116).
03. BRESSLAU (E.). — Die Sommer und Wintereier der Rhabdocœlen der suessen Wassers und ihre biologische Bedeutung (*Verhdlgn. deutsch. Zool. Ges.*, 1903, pp. 126-139).
92. BROOKS (W.-K.) et HERRICK (F.-H.). — The embryology and metamorphosis of the Macroura (*John's Hopkins University circulars*, vol. XI, n° 97. Baltimore, avril 1892, pp. 67-68).
48. CALORI (L.). — Sulla generazione vivipara della *Chloe diptera* L. (*Nuovi annali dell. Sc. natur.* (2), vol. 9, Bologna 1848). — Traduit et annoté par JOLY (*Bull. Soc. d'études d. Sc. nat. de Nîmes*, V, n° 4, 1877). Cf. *Archiv. f. Nat.*, Jahrg. 45, Bd 2, 1879, p. 66.
01. CARLGREN (O.). — Die Brutpflege der Actinarien (*Biol. Centrabl.*, XXI, 1901, pp. 468-484 (13 text. figg.)).
96. CAULLERY (M.). — Sur les *Colella* et le polymorphisme de leurs bourgeons (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXXII).
98. CAULLERY (M.) et MESNIL (F.). — Les formes épitokes et l'évolution des Cirratulien (*Annales de l'Université de Lyon*, Fasc. XXXIX, 1898). — Voir aussi : *International Congress of Zoology*, Cambridge 1898, p. 220.
96. CAUSARD (M.). — Sur une Ephémère vivipare (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXXIII, 1896, p. 705-708).
92. CHUN (C.). — Die Dissogonie eine neue Form der geschlechtl. Zeugung (*Festschr. f. Leuckart*, Leipzig 1892).
02. CLUBB (J.-A.). — Actiniae, with an Account of their peculiar Brood Chambers (*Rep. Coll. Nat. Hist. « Southern Cross »*. London, 1902, p. 294).
00. CONTE (A.). — De l'influence du milieu nutritif sur le développement des Nématodes libres (*C. R. Soc. de Biologie*, séance du 28 avril 1900).
99. COUTIÈRE (H.). — Les Alpheidae, morphologie externe et interne, formes larvaires, bionomie (*Ann. Sc. nat. Zool.* (sér. 8), t. IX, chap. V, p. 414 et suiv.).
04. CUÉNOT (L.). — Contributions à la Faune du Bassin d'Arcachon (III. Dori-diens) (*Bull. Soc. scient. Arcachon*, 1904, p. 13 et 14).

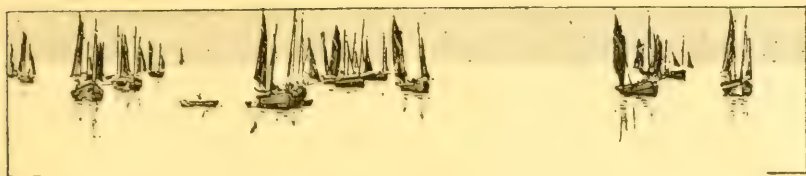
96. EHRENBAUM (E.). — Beitræge zur Naturgeschichte einiger Elbfische (*Wissensch. Meeres untersch. Biol. Anst. Helgoland* N. F. I, 1896, p. 71-72).
75. ERCOLANI (G.-B.). — Osservazioni elmintologiche sulla dimorfobiosi nei Nemiatodi (*Mem. Acad. Bolog.*, V, pp. 391-441, Pl. — *Rendic.* 1874-75, pp. 73-80).
95. FEDDERSEN (A.). — Ueber das Laichen des Aales in Süßwasser (*Zeitschr. f. Fischerei u. deren Hilfswissenschaften*, 1895, pp. 156-167).
74. GIARD (A.). — Sur l'éthologie de *Sacculina carcini* (*C. R. Acad. Sciences*, t. LXXIX, p. 241, séance du 27 juillet 1874).
78. GIARD (A.). — Particularités de reproduction de certains Echinodermes en rapport avec l'éthologie de ces animaux (*Bull. scient. du dép. du Nord*, t. X, p. 296).
89. GIARD (A.). — De l'influence de l'éthologie de l'adulte sur l'ontogénie de *Palaemonetes varians* LEACH (*C. R. de la Soc. de Biologie*, 9^e sér., I, 1889, p. 326).
91. GIARD (A.). — Sur le bourgeonnement des larves d'*Astellium spongiforme* Gd. et sur la pœcilogonie chez les Ascidies composées (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXII, p. 301, séance du 2 février 1891).
92. GIARD (A.). — Nouvelles remarques sur la pœcilogonie (*C. R. Acad. Sciences*, t. CXIV, p. 1549, séance du 27 juin 1892).
94. GIARD (A.). — Convergence et pœcilogonie chez les Insectes (*Ann. Soc. entomol. de France*, t. LXIII, 1894, pp. 128-137).
98. GIARD (A.). — Sur l'éthologie de *Campanularia calyculata* HINCKES : Stoloni-sation et Allogonie (*C. R. de la Soc. de Biologie*, 8 janv., p. 17-20).
04. GIARD (A.). — Y a-t-il pœcilogonie saisonnière chez *Charaxes Jasius* ? (*Bull. Soc. ent. Fr.*, 10 fév, 1904, pp. 43-45).
71. GOOSSENS (Th.). — Des variations chez les chenilles (*Ann. Soc. entom. Fr.*, 1871). — Voir aussi sur le même sujet les observations de MAC LACHLAN, MAURICE GIRARD et J. FALLOU (*Ann. Soc. ent. Fr.*, 1867, p. 323 et suiv.). Ces diverses publications ont été trop oubliées par les auteurs qui se sont occupés récemment de ces questions si importantes et généralement si peu étudiées.
96. GRASSI. — Ulteriori studi sullo sviluppo dell' Anguilla e sul Grangi (*Atti. Accad. Lincei, Rend.* (3), vol. 5, sem. 1, p. 241).
96. GRASSI et CALANDRUCCIO. — Reproduction and metamorphosis of the common Eel (*Anguilla vulgaris*) (*Proceed. R. S.*, vol. LX, p. 260, déc. 1896 et *Q. J. Micr. Sc.*, nov. 1896, p. 371).
58. GUÉNÉE. — Monographie des Bombyx européens du groupe de *B. quercus*. (*Ann. Soc. ent. Fr.*, 1858, pp. 435-442).
04. HARGITT (CHAS.-W.). — Notes on some Hydromedusae from the Bay of Naples (*Mitth. Zool. Stat. zu Neapel*, Bd. 16, 1904, p. 574 et 577).
98. HEINCKE (F.). — Naturgeschichte des Herings, Th. I, Text, 1 Haelfte, 1891, p. 20, fig. 1.
88. HERRICK (F.-H.). — The abbrev. metam. of *Alpheus* and its relation to the conditions of life, habits, color variations, etc., of *Alpheus* (*J. Hopk. Univers. Circulars*, VII, n° 63, pp. 34-35).

97. HEYMONS (R.). — Ueber den Nachweis der Viviparität bei Eintagsfliegen (*Zool. Anz.*, n° 533, XX, 1897, p. 205).
98. HICKSON (S.-J.). — Marine investigations in South-Africa, Capetown 1900, p. 84 et note.
99. HOFER (Bruno). — Welche Ansicht hat der Versuch zur Einbürgerung des Aales in Donaugebiet? (*Allg. Fischereizeitg.*, XXII Jhrg, n° 23, 1897, p. 445-447). — Analyse dans *Zool. Centralbl.* VI, n° 3, p. 102.
100. HUTH (E.). — Heteromericarpie und ähnliche Erscheinungen der Frucht bildung (*Abhandl. u. Vortraege aus d. Ges. d. Naturwiss.*, IV, 1895).
101. IMHOF. — *Biolog. Centralblatt*, XVI, p. 431.
102. KAMMERER (Paul). — Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhaeltnisse von *Salamandra atra* und *maculosa* (*Archiv. Entw. Mech.*, Bd. XVII, Heft 2, 1904, p. 102, 1 Pl.).
103. KOWALEVSKY (A.) et MARION (A.-F.). — Documents pour l'histoire embryogénique des Alcyonaires (*Ann. du Musée d'Hist. nat. de Marseille*, Zool., t. I, mém. n° 4).
104. LAHILLE (F.). — Recherches sur les Tuniciers des côtes de France, Toulouse 1890.
105. LAUTERBORN (R.). — Der Formenkreis von *Anuraea cochlearis* II Teil. Die cyclische oder temporale Variation von *Anuraea cochlearis* (*Verhandl. Naturhist. Med. ver. Heidelberg*, N. F. Bd. 7, Hft 4, 1903, p. 529-621).
106. LUDWIG (H.). — Brutpflege bei Echinodermen (*Aug. Weissmann's Festschrift. Zoologische Jahrbücher*, supplément VII, 1904, p. 683).
107. LUDWIG (H.). — Notiz über Brutpflege bei Echinodermen (*Zoologischer Anzeiger*, p. 423).
108. MARION (A.-F.). — Deux jours de dragages dans le golfe d'Alger (*Revue d. Sc. nat. de Montpellier*, t. VII, n° 2, p. 137-164, Pl. 6, 7, 8 et 9).
109. OSTEN-SACKEN (C.-R. von). — On Mr Portschinski's Publications on the larvae of Muscidae (*Berlin. Entomolog. Zeitschrift*, Bd XXXI, 1887, Heft I, pp. 17 à 28).
110. RYDER (J.-A.). — The Sturgeons and Sturgeon industries of the eastern Coast of the U. S. with an account of experiments bearing upon Sturgeon culture (*Bull. of the U. S. Fish Commission*, vol. VIII, for 1888, Washington 1890, p. 231-328).
111. SAMPSON (LILIAN V.). — Unusual modes of breeding and developpment among Anura (*Am. Nat.*, vol. 34, sept. 1900, pp. 687-715). — Ce mémoire contient une excellente bibliographie du sujet.
112. SARS (M.). — Mémoire sur le développement des Astéries (*Ann. Sc. nat.* (3), Zoologie, II, p. 190, Pl. 13, A).
113. SAUVAGEAU (C.). — Les Cutleriaccées et leur alternance de générations (*Ann. Sc. nat.*, sér. 8, vol. 10, déc. 1899).
114. SIEBOLD (Th. von). — Fernere Beobachtungen ueber die Spermatozoa der wirbelloser Thiere (*Archiv. f. anat. u. Phys.* Jahrg. 1837, p. 425).
115. SIMROTH (H.). — Neuere Arbeiten über die Morphologie und Biologie der Gastropoden (*Zoolog. Centralbl.*, XI, 1904, p. 752).

76. THOMSON (C. Wyville). — Notice of some peculiarities in the mode of propagation of certain Echinoderms of the southern sea (*Journ. Linn. Soc., Zool.*, vol. XIII, pp. 55-79).
04. TROUESSART (E.-L.). — Sur la coexistence de deux formes d'hypopes dans une même espèce chez les Acariens du genre *Trichotarsus* (*C. R. Soc. de Biol.*, t. LVI, 13 févr. 1904, p. 234).
04. TROUESSART (E.-L.). — Deuxième note sur les hypopes du genre *Trichotarsus* (*C. R. Soc. de Biol.*, t. LVI, 27 févr. 1904, p. 365).
00. WIEDERSHEIM (R.). — Brutpflege bei niederen Wirbelthieren (*Biol. Centralbl.*, Bd. 20, 1900).
01. WOLTERECK (R.). — Ueber zwei Entwicklungstypen der *Polygordius* Larve (*Verhandl. d. V. Internat. Zoologen Congress zu Berlin*, 1901, pp. 729-736). — Voir aussi : *Zoologica*, Heft 34, Trochophora-Studien I, 1902.
72. ZELLER (E.). — Untersuchungen ueber die Entwick. d. *Polystomum integerimum* (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXII Bd., 1872).
76. ZELLER (E.). — Weitere Beitræge zur Kenntniss der Polystomen (*Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, XXVII, 1876, pp. 238-274, Pls XVII et XVIII).







SUR LA PRÉTENDUE NOCIVITÉ DES HUITRES ⁽¹⁾

RAPPORT PRÉSENTÉ AU MINISTRE DE LA MARINE,
AU NOM DU COMITÉ CONSULTATIF DES PÊCHES MARITIMES ⁽²⁾

PAR

ALFRED GIARD.

Grâce aux travaux de ses rénovateurs, COSTE et DE BON, l'industrie ostréicole a joui pendant longtemps en France d'une merveilleuse prospérité.

⁽¹⁾ Extrait du *Journal officiel* de la République française du 28 juillet 1904. Ce rapport a été réimprimé depuis dans la *Revue d'hygiène et de police sanitaire*, t. XXVI, n° 8, 20 août 1904, puis dans le *Bulletin trimestriel de l'enseignement professionnel et technique des pêches maritimes*, IX^e année, n° 4, déc. 1904, p. 268-293, enfin dans le *Bulletin de la Société centrale d'aquiculture et de pêche* (1904) et dans la *Revue générale de la marine marchande*, XIX, 1904. La présente réimpression, la seule dont nous ayons corrigé les épreuves, renferme quelques corrections de forme et diverses additions qui d'ailleurs ne modifient en rien la teneur des conclusions.

⁽²⁾ Composition du comité consultatif des pêches maritimes : MM. GERVILLE-RÉACHE, vice-président de la Chambre des députés, président ; GUIEYSSE, ANTIDE BOYER, députés ; TRÉFEU, directeur de la marine marchande ; EDM. PERRIER, membre de l'Institut, directeur du Muséum d'histoire naturelle ; ALFRED GIARD, membre de l'Institut, professeur à la Faculté des sciences ; RICHARD D'ABNOUR, contre-amiral ; HONNORAT, sous-directeur, chargé du bureau des pêches et de la domanialité maritimes ; EUG. PÉREIRE, président du conseil d'administration de la Compagnie générale transatlantique ; MERSEY, conservateur des eaux et forêts, chef de service au ministère de l'agriculture ; FABRE DOMERGUE, inspecteur général des pêches maritimes ; G. ROCHÉ, inspecteur général honoraire des pêches maritimes ; VAILLANT, professeur au Muséum d'histoire naturelle ; PRUVOT, chargé de cours à la Sorbonne, directeur du laboratoire maritime de Banyuls-sur-Mer ; CANU, directeur honoraire de la station aquicole de Boulogne-sur-Mer ; BERTHOULE, avocat à la cour d'appel ; POLIDOR, rédacteur de 1^{re} classe au ministère de la marine, secrétaire.

Il y a quelques années encore nos pares d'élevage et d'engraissement de l'Huitre indigène ont servi de modèles aux nations étrangères.

Les États-Unis d'Amérique, l'Angleterre, la Hollande ont tour à tour envoyé chez nous des savants chargés d'étudier les méthodes employées par les ostréiculteurs et les mytiliculteurs de notre littoral.

Les beaux rapports de BASHFORD DEAN (93), de W. HERDMANN (94), de P.-P.-C. HÖEK et W. HUBRECHT (84) contiennent à chaque page l'expression de l'intérêt admiratif que leur inspiraient nos établissements ostréicoles.

Mais avec les progrès et l'extension de cette industrie, il s'est produit peu à peu un avilissement notable des prix de vente, dû en partie à l'augmentation de la surface cultivée, mais surtout à la surproduction des éleveurs et des parqueurs dans les limites de leurs concessions (1).

L'état de crise résultant de ces conditions et d'autres facteurs économiques plus complexes a été singulièrement aggravé depuis quelques années par l'émotion qu'ont déterminée dans le monde des consommateurs les discussions des hygiénistes et des médecins sur les relations qui peuvent exister entre l'usage des Mollusques cultivés pour l'alimentation et certaines maladies infectieuses telles que la fièvre typhoïde (Voir *Annexe B*).

La question fut d'abord agitée en Amérique et en Angleterre sans grand retentissement dans notre pays. Mais, en 1896, M. CHANTEMESSE ayant attiré l'attention de l'Académie de médecine sur la transmission possible du bacille d'EBERTH par les Huitres, et certains cas d'affection typhique ayant été à tort ou à raison attribués à cette origine, la presse quotidienne s'empara de la question et la grossit démesurément.

Bientôt l'opinion publique s'affola et la mévente devint assez considérable pour soulever les plaintes unanimes des parqueurs. On se rendra compte d'ailleurs du dommage causé à l'industrie huîtrière en jetant les yeux sur le tableau ci-après, dont les éléments sont empruntés aux statistiques annuelles publiées par le ministère de la Marine.

(1) Ce côté économique de la question a été parfaitement mis en lumière et discuté avec beaucoup de sagacité dans l'excellent petit livre de M. G. Roché (*La culture des mers*, chapitre II, page 84 et suivantes).

ANNÉES	HUITRES INDIGÈNES		HUITRES PORTUGAISES		TOTAL	
	QUANTITÉS (nombre)	VALEUR	QUANTITÉS (nombre)	VALEUR	QUANTITÉS (nombre)	VALEUR
1888.....	396,620,400	11,806,318	174,576,220	1,555,541	571,196,620	13,361,859
1889.....	503,716,632	10,264,625	185,402,460	1,666,059	543,981,317	14,930,684
1890.....	445,682,605	11,188,554	822,305,812	2,061,652	1,267,988,447	13,250,206
1891.....	585,067,269	14,902,904	213,461,634	4,089,057	798,528,963	13,501,961
1892.....	793,597,520	15,427,019	221,768,889	1,849,644	1,015,366,389	17,276,663
1893.....	705,997,288	16,738,994	239,879,526	2,404,872	945,876,812	19,143,860
1894.....	»	13,559,961	»	2,711,529	»	16,271,490
1895.....	832,521,305	14,636,624	249,221,884	1,967,931	1,084,743,189	13,634,455
1896.....	1,247,233,768	15,073,671	289,184,200	2,464,107	1,536,417,968	17,537,778
1897.....	967,400,761	15,623,781	358,969,020	3,320,390	1,326,369,781	18,944,000
1898.....	906,906,795	15,366,716	485,448,200	3,024,022	1,392,324,965	18,387,738
1899.....	845,406,144	18,534,822	256,414,080	2,784,167	1,071,830,224	21,329,049
1900.....	823,543,850	15,412,947	274,198,100	2,087,739	109,711,950	18,100,686
1901.....	731,129,558	10,679,791	52,801,000	744,305	783,930,558	11,424,096
1902.....	882,262,509	14,774,885	214,863,720	3,016,076	1,197,426,229	17,790,961

Les choses en vinrent à ce point que l'hiver dernier, à Cancale, les marchands ayant refusé de payer les Huîtres un prix raisonnable, l'Administration de la Marine dut interdire le dragage qui cependant eût été nécessaire pour le bon entretien des bancs naturels (1).

Dès le début de la crise, à la suite d'un rapport de M. le professeur CORNIL à l'Académie de médecine, M. le ministre de la Marine, justement ému du discrédit que pouvaient jeter sur la réputation de nos établissements ostréicoles les soupçons dont ils étaient l'objet, pria le comité de direction des services de l'hygiène au ministère de l'Intérieur de faire procéder à une enquête sur les parcs du littoral français. M. le docteur MOSNY fut chargé de cette enquête et la conduisit, de 1897 à 1900, avec beaucoup de discrétion et de persévérance, mais dans des conditions qui rendaient difficile l'accomplissement de sa mission et limitaient la portée de ses conclusions.

Le rapport qu'il rédigea, en 1900, conclut à diverses mesures d'assainissement de quelques parcs. Toutefois, comme ce rapport est demeuré en grande partie confidentiel, il laisse planer une suspicion générale sur les divers établissements ostréicoles et leurs produits. L'abstention des consommateurs ne fit que progresser, bien que l'administration de la Marine se soit efforcée de mettre autant que possible à exécution les mesures réclamées par le rapporteur (2).

Il paraît donc nécessaire de renseigner plus complètement l'opinion publique, de signaler les exagérations mises en circulation par les journaux quotidiens et la presse de vulgarisation dite scientifique.

A la demande de plusieurs représentants de nos départements ostréicoles, M. le ministre de la Marine a prié le comité consultatif des pêches maritimes de s'occuper de la question et de mettre les choses au point.

C'est ce que nous allons tenter de faire dans les conclusions du présent rapport, établies après une étude attentive des faits et basées soit sur des expériences de laboratoire, soit sur des observations

(1) Le mouvement de panique créé en France s'est rapidement propagé à l'étranger. Tout récemment la Roumanie a interdit l'introduction des Huîtres provenant de Constantinople (*Journal de la Chambre de commerce de Constantinople* du 6 août 1904).

(2) M. le Dr MOSNY a publié vers la même époque dans la *Revue d'hygiène* un travail fort important dont j'ignorais l'existence au moment de la rédaction de mon Rapport. Les conclusions de ce mémoire sont en harmonie presque complète avec celles que nous déduisons de nos recherches personnelles (voir ci-dessous *Bibliographie*, p. 226).

relatives à la biologie de l'Huître, poursuivies depuis bien des années dans plusieurs de nos grands centres ostréicoles.

Il est utile, tout d'abord, de combattre une fois de plus un préjugé qui, cent fois réfuté, tend néanmoins à rester gravé dans l'esprit des populations. Dès 1888, les études très documentées de BOUCHON-BRANDELY et de M. le docteur GRANCHER ont établi d'une façon péremptoire que la consommation des Huîtres n'occasionnerait pas plus d'accidents pendant le mois sans *r*, c'est-à-dire à l'époque de la reproduction, que dans les autres mois de l'année. S'il pouvait rester quelque doute à cet égard, il suffirait de rappeler la gigantesque expérience réalisée pendant l'Exposition universelle de 1900, où une immense consommation d'huîtres eut lieu pendant les mois de juin, juillet, août au Palais de la pisciculture, sans donner lieu au moindre accident.

Tout au plus peut-on dire que, pour les Huîtres comme pour tous les Poissons et autres animaux marins destinés à l'alimentation, les précautions sont plus nécessaires pendant les chaleurs pour en assurer la bonne conservation dans les transports et dans les magasins.

Les Huîtres natives jouissent naturellement à cet égard des mêmes prérogatives que les Huîtres cultivées. Ces Huîtres entrent, d'ailleurs, pour une faible part dans la consommation. Une exploitation déréglée a ruiné la plupart de nos bancs naturels. Leur épuisement avait déjà commencé avant les tentatives d'ostréiculture de COSTE et de DE BOX. Le succès de ces tentatives a sans doute contribué, par la suite, à faire négliger les gisements naturels dont la conservation ne semblait plus indispensable. Il eût été plus sage, cependant, de ne pas escompter d'avance un résultat qui parut au début très problématique et qui aurait pu être moins complet. On eût ainsi évité de gaspiller des richesses qui auraient tout au moins fourni un appoint important. Mais nous aimons en France à jouer la difficulté. Tandis que, grâce à la muselière, la rage est presque inconnue en Allemagne, nous préférons la laisser se propager chez nous, quitte à la combattre ensuite par le système coûteux des Instituts Pasteur. La mortalité par la diphtérie n'est pas plus élevée à Londres qu'à Paris; des mesures rigoureuses d'hygiène suffisent à remplacer chez nos voisins le traitement compliqué par les injections du sérum de ROUX et de BEHRING.

En ce qui concerne l'ostréiculture, nous ne devons pas trop déplorer les conséquences de cette tendance à laisser développer le mal pour le plaisir de le combattre, puisqu'elle nous a valu, grâce à la sagacité et à la persévérance de COSTE, une de nos plus belles industries nationales.

Quoi qu'il en soit, les Huîtres natives draguées sur les quelques bancs naturels qui subsistent encore, constituent, lorsqu'elles sont recueillies avec certaines précautions, sur lesquelles nous reviendrons tout à l'heure, une nourriture d'une parfaite salubrité. Elles n'en ont pas moins partagé le discrédit commun et, pour elles comme pour les Huîtres parquées, nous devons répondre d'abord à une question qui a été plusieurs fois soulevée dans les derniers temps :

LES MALADIES PARTICULIÈRES A L'HUITRE SONT-ELLES TRANSMISSIBLES A L'HOMME ?

La notion très ancienne de la transmissibilité à l'homme de certaines maladies des animaux s'est précisée et vulgarisée dans ces derniers temps avec les progrès de la microbiologie. De plus en plus on s'est habitué à considérer les animaux comme la source possible de nombreuses maladies infectieuses. Nous devons au Chien la rage, au Mouton le charbon, au Cheval la morve et le tétanos, à la Chèvre l'actinomycose, au Porc et au Bœuf la Trichine et les plus fréquents de nos Ténias, au Lapin la coccidiose, aux Rats et aux Puces la peste bubonique, aux Moustiques la fièvre paludéenne, etc.

Des animaux supérieurs notre méfiance a dû s'étendre peu à peu aux animaux inférieurs. En Orient, une forme grave de distomatose (due au *Distomum sinense*) a été reconnue comme produite par l'ingestion de certains Mollusques comestibles. Il était naturel qu'un jour ou l'autre l'attention des hygiénistes se portât sur l'Huître. Ce Mollusque se mange cru, sa consommation devient chaque année plus considérable et plus générale, et les conditions dans lesquelles on le cultive ne sont pas toujours à l'abri de toute suspicion. Enfin les ostréiculteurs avaient eux-mêmes dénoncé divers états pathologiques de l'Huître et l'on était en droit de se demander si certaines de ces affections ne pouvaient pas avoir un retentissement sur la santé des consommateurs et même se communiquer de l'acéphale à l'homme.

Une étude attentive de la question prouve que, fort heureusement, ces craintes sont vaines. Les maladies spéciales à l'Huitre peuvent diminuer la valeur comestible de ce Mollusque, elles ne constituent pas un danger pour la santé publique. Il est facile de s'en convaincre par un examen rapide des plus importantes d'entre elles :

1^{re} *Maladie du pied* (1). — Due à un microbe (*Myotomus ostre-arum* GIARD), cette maladie que nous avons spécialement étudiée en 1896 a occasionné souvent des pertes sérieuses dans les parcs de la Vendée. La partie atteinte est le muscle reliant l'animal à sa coquille. Ce muscle est peu à peu désorganisé et remplacé par des tissus sclérosés et calcifiés. Les mouvements de la valve supérieure deviennent difficiles ; le Mollusque maigrit et finit par mourir. Les Huitres atteintes se reconnaissent à leur légèreté et à divers autres caractères. Leur valeur marchande est certainement diminuée, mais elles demeurent complètement inoffensives. J'ai moi-même avalé, sans aucun inconvénient, quantité d'Huitres atteintes de la maladie du pied ; elles sont moins savoureuses, mais encore très comestibles lorsque le mal n'est pas trop avancé.

2^o *Maladie du pain d'épice*. — Cette maladie est causée par une Éponge perforante (*Cliona celata* GRANT) qui creuse en tout sens la coquille (principalement la valve supérieure), la rend friable et en facilite l'accès à une foule d'autres ennemis. L'Huitre pied de cheval est plus fréquemment atteinte que l'Huitre ordinaire, et les Huitres des bancs naturels sont plus souvent ravagées que les Huitres parquées.

Le Mollusque, pour se défendre, est obligé de fournir une sécrétion plus abondante de nacre. Il maigrit et s'affaiblit ; enfin, il est constamment exposé aux attaques d'ennemis de toutes sortes. L'aspect de la coquille et l'odeur d'éponge qu'elle exhale sont désagréables au consommateur, mais on pourrait sans aucun risque absorber ces Huitres parasitées par les *Cliona*.

3^o *Le Trypanosome*. — Sous le nom de Trypanosome de BALBIANI (*Trypanosoma Babianii*), CERTES a fait connaître un Flagellé assez fréquent dans le tube digestif et surtout dans la tige cristalline des Huitres de toute provenance. La présence de ce microbe ne peut être

(1) Voir *Annexe A*, p. 217.

révélee que par le microscope ; rien à l'œil nu ne permet de soupçonner sa présence. Mais récemment il a été démontré que diverses maladies graves des Vertébrés supérieurs et même de l'homme pouvaient être déterminées par des Trypanosomes vivant dans le sang et transportés par des Mouches voisines de nos Stomoxes, par exemple la *Glossina morsitans* (tsé-tsé). Telles sont le *nagana*, le *surra*, etc.

La terrible maladie du sommeil serait elle-même due à un Trypanosome dont l'agent transporteur serait encore inconnu. Il n'était donc pas inutile de reprendre avec soin l'étude du Trypanosome de l'Huître. C'est ce qu'ont fait à l'Institut Pasteur deux zoologistes d'une compétence toute spéciale en pareille matière, MM. MESNIL et LAVERAN. Or, le résultat de leurs recherches est que le prétendu Trypanosome n'est pas un Trypanosome, mais qu'il appartient à un groupe de Flagellates très différent de celui qui renferme les dangereux parasites dont nous avons parlé ⁽¹⁾.

4° *Les Annélides perforantes*. — Les Annélides perforantes, et surtout certaines espèces à dispersion très étendue appartenant au genre *Polydora* attaquent l'Huître à peu près de la même façon que les Eponges du genre *Cliona*. Elles sont toutefois beaucoup moins dangereuses et n'altèrent pas aussi rapidement la coquille. J'ai signalé dès 1881 les ravages de ces Annélides. La plus répandue est peut-être *Polydora ciliata* JOHNSTON, mais l'espèce la plus redoutable est celle que j'ai nommée *Polydora sanguinea* et qui après un nouvel examen me paraît être une simple variété de *P. hoplura* CLAPARÈDE. Je l'ai rencontrée dans des Huîtres de provenances très diverses. Elle est commune depuis plusieurs années dans les Huîtres du parc d'Ambleteuse où elle a été sans doute introduite avec des Mollusques venant du littoral atlantique (voir *Annexe C*, p. 222).

5° *Les Algues parasites perforantes*. — L'action des végétaux perforants est analogue à celle des Cliones et des Polydores, mais beaucoup plus lente et infiniment moins énergique. On peut la considérer comme pratiquement négligeable. Voir BORNET (Ed.) et FLAHAULT (Ch.). Sur quelques plantes vivant dans le test calcaire des

(1) Les curieux Protozoaires parasites, du genre *Nematopsis*, récemment découverts par L. LÉGER chez divers Mollusques Pélécy-podes comestibles, sont aussi parfaitement inoffensifs, comme LÉGER l'a démontré par une expérience péremptoire.

Mollusques. Congrès de botanique de 1889 (*Bull. Soc. bot. Fr.*, XXXVI, 1890).

Les maladies que nous venons de passer en revue et d'autres plus rares qu'on pourrait citer encore, sont dues à des parasites connus et plus ou moins faciles à mettre en évidence. Mais il existe chez les Huitres d'autres affections d'apparence infectieuse et dont il importe de se préoccuper également, bien que la cause en soit moins nettement définie. Ce sont :

1° La leucocytose verte (*green leucocytosis* des Anglais). Cette maladie se traduit, lorsque l'Huitre est ouverte, par un verdissement qu'un œil peu exercé pourrait confondre avec le verdissement des Huitres de Marennes, mais qu'il est facile de distinguer, cependant, par sa nuance jaunâtre bien différente du ton plutôt bleuâtre de la *marennine*.

On sait que le verdissement des Huitres de Marennes est dû à l'ingestion par les Mollusques d'une Diatomée (*Navicula ostrcaria*) que les ostréiculteurs entretiennent avec soin dans les claires où les Huitres doivent séjourner quelque temps avant la vente.

La leucocytose verte est au contraire le résultat d'un état pathologique lié à une altération spéciale du foie et à la présence dans les cellules verdies d'une quantité de cuivre supérieure à la normale ; le fer est aussi augmenté. Cette maladie est très rare chez les Huitres françaises : on l'a observée surtout chez les Huitres anglaises (Falmouth) et américaines. W.-A. HERDMANN et ROBERT BOYCE, qui en ont fait une étude spéciale, ont montré que la petite quantité de cuivre contenue, soit à l'intérieur, soit à la surface du Mollusque à l'état de carbonate de cuivre est, en tout cas, parfaitement insuffisante pour déterminer le moindre accident ;

2° Les ostréotoxines. Il n'est pas douteux que l'Huitre comme la Moule, lorsqu'elle est placée dans certaines conditions d'existence défectueuses, peut fabriquer des toxines dont l'action sur l'organisme humain n'est pas sans danger. Mais il semble bien résulter des statistiques que les accidents d'apparence typhique causés par les ostréotoxines sont beaucoup plus rares que ceux produits par les mytilotoxines. En outre, ces accidents ne paraissent jamais présenter le caractère de généralité et la forme largement endémique qu'on a souvent observés pour les intoxications consécutives à l'ingestion des Moules et dont le type bien connu est la fâcheuse épidémie de

Willemshaven qui a donné lieu au travail magistral de VIRCHOW sur la question.

Cela tient, je pense, à ce que, pour des raisons que nous indiquons ci-dessous, les Huîtres sont généralement placées dans des conditions de salubrité supérieures à celles existant dans les moulières.

J'ai observé que la plupart des accidents dus aux mytilotoxines sont causés généralement par des Moules cueillies trop au haut de la moulière, dans les endroits fréquemment découverts même pendant les marées de morte eau et exposées, par suite, à de nombreuses causes de contamination. On les observe très rarement là où les Moules sont cultivées sur bouchots.

D'ailleurs, les affections plus ou moins typhoïdiques consécutives à l'ingestion des Mollusques sont tout à fait exceptionnelles. Beaucoup plus souvent l'empoisonnement par les Moules ou par les Huîtres se caractérise par un malaise de courte durée et sans gravité, quoique fort désagréable, malaise dont le principal symptôme consiste en démangeaisons très pénibles rappelant celles de la fièvre urticaire. Or, cette indisposition ne doit pas à mon avis être attribuée au Mollusque lui-même, mais aux Actinies (Anémones de mer) qui couvrent sa coquille. Les intéressantes recherches de M. Ch. RICHET nous ont fait connaître récemment les effets singuliers et puissants des poisons (thalassine et congestine) sécrétés par les cellules urticantes des Actinies ⁽¹⁾.

Leur analogie avec l'urticaire d'origine prétendue malacologique est parfaitement évidente. D'autre part, il suffit de savoir comment se fait, en beaucoup d'endroits, la récolte des Moules pour comprendre la manière dont le poison des Actinies se communique au Mollusque.

Les Moules couvertes d'Actinies, de Balanes et d'autres animaux adhérents à la coquille sont placées par les pêcheuses dans de vastes

(1) RICHET (Charles). Du poison pruritogène et urticant contenu dans les tentacules des Actinies (*C. R. de la Soc. de Biol.*, 13 déc. 1902).

— Des poisons contenus dans les tentacules des Actinies (Congestine et Thalassine. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, 21 févr. 1903).

— De la Thalassine, toxine cristallisée pruritogène (*Ibid.*, 6 juin 1903).

— De la Thalassine considérée comme antitoxine cristallisée (*Ibid.*, 25 juillet 1903).

— Des effets prophylactiques de la Thalassine et anaphylactiques de la Congestine dans le virus des Actinies (*Ibid.*, 20 févr. 1904).

— De la Thalassine pruritogène chez les Crevettes (*Ibid.*, 7 mai 1904).

filets. Pour les nettoyer, ces filets sont immergés dans les flaques d'eau des creux de rochers et les Moules sont en quelque sorte brassées avec le pied jusqu'à ce qu'elles paraissent absolument nettes.

Il est impossible que, pendant cette opération, le suc des Actinies broyées ne pénètre pas dans quelques-uns des Mollusques, soit par des défauts de la coquille, soit dans un instant où les valves sont entre-bâillées. C'est exactement par un broiement de même nature que l'actinotoxine est préparée dans les laboratoires et une dose extrêmement faible de cette substance suffit pour provoquer chez un Chien de forte taille des phénomènes très comparables à l'urticaire humaine.

Les manipulations auxquelles les Huitres sont soumises dans les pares et surtout le brassage des Huitres sauvages dans la drague peuvent avoir les mêmes conséquences que le nettoyage des Moules et introduire dans l'eau contenue dans les valves un peu d'actinotoxine, mais il est clair que le fait sera beaucoup plus rare et, en tout cas, les indispositions résultant d'une pareille cause ne peuvent légitimement être attribuées à l'Huitre elle-même ou à l'incurie des parqueurs.

LES HUITRES DRAGUÉES AU LARGE SONT A L'ABRI DE TOUTE CONTAMINATION.

L'étude de l'urticaire, en apparence d'origine malacologique, mais, en réalité, d'origine actinienne, nous conduit à nous poser une question nouvelle. En dehors de leurs maladies propres qui, nous venons de le voir, ne peuvent être communiquées à l'homme, les Huitres ne pourraient-elles pas jouer un rôle de transmission pour certaines maladies infectieuses en recélant transitoirement dans leur organisme des microbes ou des ferments qui, inoffensifs pour le Mollusque infesté, seraient dangereux pour l'espèce humaine ?

En d'autres termes, l'Huitre ne pourrait-elle agir comme le font par exemple les Insectes, en particulier les Diptères, par le transport de certains microbes et ferments dans la propagation d'une foule d'affections contagieuses ?

La réponse à cette question sera très variable et très différente selon l'origine et le mode de culture des Huitres considérées.

Les Huîtres draguées au large sur les bancs naturels sont évidemment à l'abri de toute contamination. La masse énorme d'eau sans cesse en mouvement qui les recouvre et le milieu biologique qui les environne les protègent suffisamment contre les diverses sources d'infection.

Ce n'est pas à dire cependant que ces Huîtres natives soient constamment exemptes de tout reproche au point de vue de leur comestibilité. On sait que les bancs naturels ne sont exploités chaque année que pendant un temps très court. Cette mesure, excellente au point de vue de la préservation des bancs et de leur défense contre une exploitation abusive, n'est pas sans inconvénients dans la pratique. En divers endroits, à Cancale par exemple, de nombreuses barques, constituant ce qu'on appelle la *Caravane*, draguent d'une façon intense pendant des heures sur les mêmes fonds. Avec les Huîtres, la drague détache en quantité des animaux et des Algues de toute nature. Celles-ci, plus fragiles, sont dilacérées et forment parfois d'énormes amas qui recouvrent les Mollusques soit dans la drague, soit sur les bancs. Or, parmi ces algues, il en est une, une Floridée, la *Rytiphlaea pinastroides*, qui renferme une substance colorante rouge violacé d'une certaine puissance. Cette substance diffuse dans l'eau à l'entour des Algues écrasées et à demi décomposées. Les Mollusques s'en imprègnent par une coloration *in vivo* et prennent en même temps l'odeur iodique de la Floridée.

Cette coloration qui, dans son origine, n'est pas sans analogie avec la coloration verte des Huîtres de Marennes, est loin de jouir de la même faveur auprès des consommateurs.

En 1896, les pêcheurs de Cancale ont subi une perte considérable à la suite de ce qu'ils appelaient la *maladie du crin rouge*. Les journaux quotidiens s'emparèrent de la question, la grossirent et la dénaturèrent suivant leur habitude. Plusieurs ostréiculteurs me consultèrent et m'envoyèrent des échantillons; il me fut ainsi très facile de me renseigner sur les causes de la prétendue maladie et d'indiquer les remèdes à y apporter. Il suffit, en effet, de laisser reposer pendant quelques jours dans une eau pure les Huîtres colorées par le *Rytiphlaea* pour les voir en général reprendre leur aspect normal et toutes leurs qualités comestibles.

Les Huîtres draguées sur les bancs naturels et livrées immédiatement à la consommation, comme cela se pratique dans les mar-

chés de divers ports de mer, présentent parfois une autre cause de dépréciation à laquelle il est d'ailleurs facile de remédier. La coquille, et surtout la valve supérieure, sont généralement recouvertes d'animaux de toutes espèces (Aleyons, Serpulaires, Actinies ou Anémones de mer, Ascidies, Annélides errantes, etc.), dont la vie est moins résistante que celle du Mollusque. Ces animaux ne tardent pas à entrer en décomposition, et les liquides qu'ils renferment peuvent pénétrer facilement dans l'Huître encore très vivante et très saine; de là sans doute l'habitude prise par les consommateurs d'arroser l'Huître de vinaigre ou de citron avant de l'avaler, de façon à neutraliser les substances basiques résultant de la décomposition et en faire disparaître le mauvais goût en masquant d'ailleurs du même coup la saveur fine et délicate du Mollusque.

Un nettoyage préalable de la coquille atténuerait en grande partie cette cause de contamination sur laquelle nous aurons à revenir ci-dessous en parlant des accidents qui peuvent résulter d'une mauvaise conservation dans un parc d'étalage, chez le marchand au détail, le restaurateur et même chez le consommateur.

L'HUÎTRE ET LA FIÈVRE TYPHOÏDE.

Nous arrivons maintenant au reproche le plus sérieux qu'on ait pu adresser à l'Huître et aux Mollusques comestibles parqués.

En raison du voisinage du rivage et des conditions spéciales dans lesquelles les parcs sont installés, ces Mollusques ne peuvent-ils servir de véhicules aux microbes de diverses maladies infectieuses, contenus dans les eaux marines ou dans les eaux douces se déversant au voisinage des parcs, et, plus spécialement, des cas nombreux de fièvre typhoïde ne seraient-ils pas dus à une pareille origine?

A priori, on ne peut nier la transmission possible du bacille d'EBERTH par les Mollusques momentanément plongés dans une eau contenant ce bacille et consommés très peu de temps (moins de quarante-huit heures) après la contamination.

Mais, en fait, les cas où cette transmission a été démontrée d'une façon rigoureusement scientifique sont excessivement rares, et nous avons pu nous convaincre par une enquête très approfondie que plusieurs exemples cités comme absolument démonstratifs laissaient place cependant à des doutes sérieux.

Les premiers cris d'alarme ont été poussés, il y a quelques années, par des médecins anglais et américains. Des infections typhiques auraient atteint des familles ou des collectivités qui, pendant les deux ou trois semaines précédant l'éclosion de la maladie, semblaient n'avoir été exposées à aucune des causes ordinaires de contamination et qui présentaient d'autre part une particularité commune, l'ingestion, pendant cette période d'incubation, d'Huitres qu'on supposait, dès lors, provenir de parcs souillés par des eaux d'égout.

On voit immédiatement sur quelles séries d'hypothèses fragiles est étayé ce raisonnement. Même dans l'épidémie relatée par CORNIL et dont il a été souvent parlé depuis, l'origine ostréaire est loin d'avoir été établie d'une façon péremptoire. Les conditions dans lesquelles fonctionne l'industrie ostréicole en Amérique et en Angleterre sont d'ailleurs fort inférieures, au point de vue hygiénique surtout, à celles de nos parcs français, et nous avons déjà dit que, récemment encore, des missions avaient été confiées à un savant des États-Unis et à un professeur de Liverpool pour venir prendre modèle sur nos établissements ostréicoles.

En France, l'attention des hygiénistes fut vivement attirée sur cette question par une note de M. le professeur CHANTEMESSE, présentée le 2 juin 1896 à l'Académie de médecine. Il s'agissait d'une épidémie de gastroentérite grave, suraiguë, ayant frappé plusieurs personnes qui avait mangé des Huitres provenant d'un même parc (Cette). Toutes furent plus ou moins indisposées; deux d'entre elles eurent une fièvre typhoïde bien caractérisée. L'un des deux malades succomba.

Cette communication, suivie d'une discussion sur l'origine ostréaire de la fièvre typhoïde, inspira une série d'articles de journaux dont les auteurs rivalisèrent d'incompétence et d'exagération pour émouvoir l'opinion publique, à bon droit très susceptible en matière d'hygiène.

J'ai tenu, comme on le pense bien, à me renseigner d'une façon très précise sur le cas regardé généralement comme un des plus nets d'origine ostréaire de la fièvre typhoïde. Le fait que plusieurs malades ont présenté des symptômes de gastroentérite suraiguë éveillait déjà le soupçon que les Huitres n'avaient pas joué le rôle principal dans l'affaire, du moins en tant qu'agents transporteurs du bacille typhique.

J'ai cru devoir m'adresser à un homme bien placé pour connaître les circonstances locales du cas en discussion, à un médecin doublé

d'un naturaliste très compétent, M. le D^r A. SABATIER, ancien professeur à la Faculté de médecine, actuellement doyen de la Faculté des sciences de l'Université de Montpellier.

Or, voici ce qu'il m'écrivait le 3 mai 1903 :

« J'ai tenu à vous envoyer des renseignements sérieux et utiles.

« Le fait sur lequel s'est appuyé M. CHANTEMESSE est inconcevable.

« Il a accusé sans hésitation les Huîtres de quelques dérangements d'entrailles et d'une mort survenue parmi vingt-quatre ou vingt-cinq personnes ayant banqueté toute une nuit avec glace, champagne, charcuteries, gibiers, etc. (repas de noce, comme on sait les faire dans nos campagnes et nos petites villes) Voyez aussi les expériences de laboratoire sur lesquelles il s'est appuyé ; je les recommande à votre attention. Il est bien téméraire de tirer des conclusions affirmatives et si importantes d'expériences si peu nombreuses et si insignifiantes ».

L'expérience du professeur CHANTEMESSE, à laquelle M. SABATIER fait allusion, est en effet insuffisante. Il s'est contenté de placer à Paris, pendant vingt-quatre heures, des Huîtres dans de l'eau de mer souillée de déjections typhiques, puis au bout d'une seconde période de vingt-quatre heures il les a sacrifiées et le contenu intestinal de ces mollusques, examiné au microscope, a permis de déceler la présence du *B. coli* et du bacille d'EBERTH. Peut-on inférer de là que des Huîtres saines et placées dans de l'eau de mer naturelle et courante renferment les microorganismes suspects ? En aucune façon et, comme nous le verrons ci-après, les expériences rigoureusement conduites des expérimentateurs anglais, américains et français ont montré précisément le contraire.

Il se consomme annuellement à Cette un million cinq cent mille Huîtres et plusieurs milliers de quintaux de Moules, Clovisses, Cardiums, Pétoncles, etc., pêchés ou élevés dans le canal. On n'a jamais constaté d'accidents imputables directement à ces Mollusques. La ville compte 36.000 habitants.

Le relevé des statistiques de dix années consécutives donne 17 décès en moyenne par fièvre typhoïde par an. Cette proportion est inférieure à celle que présentent plusieurs villes de même population ou même de population inférieure. La statistique sanitaire

du ministère de l'Intérieur pour l'année 1903 donne les chiffres suivants :

	Population.	Décès par fièvre typhoïde.
Boulogne-sur-Seine:.....	32.210	15
Cherbourg.....	28.879	30
Perpignan.....	23.878	17
Levallois-Perret.....	39.543	23
Cette.....	36.187	14

Une pareille proportion ne s'expliquerait pas si les Huitres élevées à Cette et consommées en si grande quantité sur place étaient nuisibles et susceptibles de provoquer la fièvre typhoïde (1).

Un autre cas autour duquel il a été fait un certain bruit dans la presse est celui d'une épidémie qui aurait été déterminée par l'ingestion d'Huitres malsaines pêchées dans l'avant-port de Saint-Servan.

Toutes les Huîtres de la région de Saint-Servan étant, quelle que soit leur provenance, vendues sous le nom d'Huîtres de Cancale, on comprend l'injustice des attaques que des bruits fâcheux, même s'ils avaient été fondés, auraient pu valoir à un de nos grands centres de production ostréicole. Aussi M. le ministre de la Marine s'empressa-t-il de prescrire une enquête à laquelle il fut aussitôt procédé par les soins de M. l'administrateur en chef de 1^{re} classe ROUGNON DE MESTADIER, chef de l'inscription maritime à Saint-Servan.

Voici en résumé les conclusions de cette enquête, telles qu'elles résultent d'un rapport envoyé au ministère de la Marine le 12 mai 1903 :

Au mois d'octobre 1899 il a été pêché dans le bassin à flot de Saint-Servan, mis à sec pour des réparations, environ 250.000 Huitres vendues à des parqueurs de Cancale, à la condition expresse qu'ils ne les livreraient à la consommation qu'après un séjour d'au moins trois mois dans leurs parcs, afin d'assainir ces Mollusques s'ils en avaient besoin.

Ces Huîtres ont été vendues en 1900 et 1901, sans que l'on ait

(1) Je dois ces renseignements à M. le Dr PETIT, médecin en chef de l'hôpital de Cette.

remarqué qu'elles fussent plus malsaines que d'autres ; il eût été, d'ailleurs, bien difficile de les distinguer des Huîtres de la Caravane après quelque temps de séjour dans les pares.

En 1900, au 10 novembre, le même bassin fut de nouveau mis à sec. Les Huîtres très nombreuses recueillies par l'administration des ponts et chaussées furent versées, sur la demande de la Marine, dans la rade de Saint-Malo, loin de l'avant-port, par 7 à 8 mètres de fond pour essayer d'y reconstituer d'anciens bancs naturels. Au mois d'août 1901, en procédant à la visite annuelle des huitrières, la commission de Saint-Malo constata qu'elles avaient disparu, entraînées sans doute par le courant.

La drague n'en ramena pas une seule. Ce ne sont donc pas ces Mollusques qui ont causé les empoisonnements dont il a été fait tant de bruit. Enfin, dans les premiers jours d'avril 1902, le bassin ayant encore été asséché, il y fut pêché de 20 à 25.000 Huîtres qui furent achetées par des parqueurs de Saint-Servan. Elles restèrent déposées au nord et au sud de la cale Solidor, à l'embouchure de la Rance, sur des fonds de sable, jusqu'au mois de septembre suivant, soit pendant cinq mois, et furent vendues du mois de septembre au mois de janvier, dans les communes de Paramé, Saint-Malo, Dinard, Saint-Enogat, etc., comme Huîtres de Cancale. Ce sont là sans doute les 3 millions d'huîtres draguées dans l'avant-port de Saint-Servan, au dire de certains journalistes !

Ce qui est exact, c'est qu'une petite quantité, soit 5.000 à 6.000 environ, avaient été déposées au sud de la cale Solidor, à proximité de l'un des égouts de la ville de Saint-Servan, dont le débit est d'ailleurs très peu considérable. « Quant aux cas d'empoisonnements, dit M. ROUGNON DE MESTADIER, en terminant son excellent rapport, ou même aux cas d'indispositions attribués à l'indigestion de ces Huîtres, je n'ai pas réussi à en trouver trace. Personne n'a pu m'indiquer même une famille qui ait éprouvé quelque malaise après la consommation de ces Mollusques. J'ai notamment interrogé les gardes jurés de Cancale ; ils m'ont déclaré que les Cancalais, désireux de trouver une explication au discrédit qui frappe leurs Huîtres, donnaient cours à toutes sortes d'hypothèses, mais qu'au point de vue spécial des Huîtres du bassin de Saint-Servan, il lui avait été impossible de recueillir un renseignement à peu près précis. »

L'un des plus importants marchands d'Huîtres de Cancale, M. LEHOERF GUILBERT, également interrogé, a répondu qu'il avait

ouï dire que peut-être les cas de fièvre typhoïde contractés dans certaines villes et attribués aux Huîtres de Cancale avaient pu être causés par des Huîtres du bassin de Saint-Servan.

« En résumé, concluait M. l'administrateur de l'inscription maritime à Saint-Servan, je considère que les renseignements dont fait mention la dépêche du 17 mars ne sont basés sur aucun fait précis et de nature à retenir l'attention du département. Par mesure de précaution, j'interdirai toutefois tout dépôt d'Huîtres au sud de la cale de Solidor. »

Parmi les cas sensationnels de fièvre typhoïde attribués aux Huîtres, il faut encore citer celui du poète JEAN RICHEPIN qui a fait l'an dernier le tour de la presse parisienne et provinciale.

Interrogé par moi à ce sujet, mon ami RICHEPIN m'a déclaré que pendant les semaines qui ont précédé sa maladie, il avait en effet, avalé une Huître, une seule, et qu'en raison de la mauvaise réputation dont jouissait alors ce Mollusque, il n'avait pas hésité à le rendre responsable, confirmé d'ailleurs qu'il était dans son opinion par l'avis de M. le docteur CHANTEMESSE dont les bons soins l'avaient merveilleusement tiré d'affaire.

D'après ces divers exemples choisis parmi les plus typiques, il nous est difficile, on le comprend, d'attacher une très grande importance à l'origine ostréaire en comparaison des très nombreux autres facteurs étiologiques de la fièvre typhoïde.

Est-ce à dire néanmoins qu'il ne soit pas utile d'examiner sérieusement les causes de contamination, si restreint qu'en soit le nombre et si faible qu'en soit l'importance, auxquelles les Huîtres peuvent être exposées soit dans les parcs, soit dans les divers récipients où elles séjournent avant la consommation ?

Nous sommes loin de soutenir une pareille opinion et nous pensons, au contraire, qu'en toute occurrence et surtout étant donné l'état actuels des esprits, il convient de procéder avec le plus grand soin à cet examen et d'assurer la publicité la plus large aux mesures qui ont déjà été prises dans ce sens comme à celles qui pourront être prescrites à l'avenir.

SURVEILLANCE DES PARCS.

Il est évident qu'il convient de mettre d'abord hors de cause les parcs d'élevage du naissain. Par leur nature même, ils échappent à

toute suspicion, et les conditions dans lesquelles ils sont installés n'intéressent que le producteur soucieux d'obtenir le meilleur rendement possible.

Parmi les autres établissements ostréicoles, il faut distinguer soigneusement :

1^o Les parcs d'engraissement ;

2^o Les parcs d'étalage ;

3^o Les parcs de stabulation passagère et d'expédition.

Cette distinction n'a pas été faite d'une façon suffisamment explicite dans le rapport de M. le docteur MOSNY ; elle peut cependant être fort utile dans la pratique. Telle mesure, qui serait draconienne si on l'appliquait aux parcs d'engraissement, paraîtra utile ou même nécessaire si on la prescrit pour les parcs d'étalage ou les dépôts d'expédition.

On ne doit pas perdre de vue que les parcs d'engraissement sont forcément toujours placés dans des conditions qui, à première vue, peuvent en faire suspecter la salubrité. L'Huitre sauvage déposée dans ces parcs est condamnée à y éprouver des modifications physiologiques importantes.

Les glandes génitales, au lieu de se développer normalement, doivent subir une dégénérescence spéciale qui est une des causes de ce qu'on appelle l'engraissement du Mollusque. Cette castration éthologique résulte surtout de l'apport dans les parcs d'une certaine quantité d'eau douce qui ne peut être obtenue que par l'installation dans le voisinage des rivières. Or, celles-ci reçoivent le plus souvent sur leur parcours le produit des égouts et des déjections de toute nature qui en troublent la pureté.

Parmi les microbes innombrables qui sont entraînés avec les eaux douces, il y a certainement beaucoup de bacilles dangereux et notamment des bacilles typhiques. Mais la novicité de ce bacille est fortement diminuée, même en eau douce et avant que la rivière ne se jette à la mer, grâce à des causes multiples de destruction. Constamment, en effet, le *Bacillus coli* accompagne et dépasse fortement en nombre le bacille d'EBERTH. Or, des expériences très précises de WATELET ⁽¹⁾ ont montré que même des cultures filtrées de *Bacillus coli* peuvent tuer rapidement le bacille typhique. Plus

(1) *Annales de l'Institut Pasteur*, 1895, pages 252-257.

récemment RIETSCH⁽¹⁾ a prouvé que le seul fait de son séjour dans l'eau, affaiblit la vitalité du bacille d'EBERTH et sa faculté de se développer dans nos milieux de culture artificiels ; *a fortiori*, son action est-elle atténuée par le séjour dans l'eau en présence du *coli* et des microbes habitants normaux de l'eau, parmi lesquels il y en a sûrements d'empêchants comme le démontre l'expérience. Donc, sans parler des agents mécaniques et chimiques de purification sur lesquels nous reviendrons, la seule concurrence vitale intermicrobienne a déjà fortement restreint le nombre des bacilles d'EBERTH au moment où l'eau douce arrive dans la mer.

A ce moment, le milieu marin intervient énergiquement de deux façons pour faire disparaître le bacille d'EBERTH : 1^o par l'action mécanique du flux et du reflux ; 2^o par l'influence chimique des sels qu'il renferme.

C'est grâce à cette double action que les infections typhiques ne sont pas plus fréquentes dans certaines localités à la suite de la saison des bains de mer qui sont, à notre avis, bien plus à craindre que les Huitres pour la transmission de la fièvre typhoïde.

C'est une erreur de croire, comme on l'a parfois affirmé, que la rapidité des courants et la fréquence de leurs changements de direction sont sans influence sur la pureté des eaux, momentanément menacée par les déjections des égouts. Il suffit, pour se rendre compte du contraire, de rappeler ce qui se passait à Marseille, dans les eaux du canal, avant les travaux récents. C'était un cloaque infect, contenant un liquide d'une couleur noirâtre, ressemblant plutôt à une boue pestilentielle. Il n'y avait pas de courant.

Aujourd'hui, les eaux du vieux port ont retrouvé leur pureté d'antan, et l'on a vu reparaitre tous les animaux dont MARION avait constaté la disparition. Dans les canaux de Cette incriminés par le rapport MOSNY, les eaux sont toujours limpides et claires, au point qu'il arrive rarement de ne pas apercevoir le fond. Les courants emportent dans la mer les matières organiques déversées par les égouts, et elles n'en reviennent jamais, par suite du mouvement rapide des eaux maritimes qui les dispersent.

Du reste, l'influence des courants sur la pureté des eaux est manifeste même dans les eaux douces.

(1) RIETSCH. Bacilles typhique et coli (*Marseille médical*, 1^{er} et 15 septembre 1903, page 35).

On a constaté que les eaux de la Seine, à Paris, contenaient environ 300.000 colonies de microbes par centimètre cube, tandis qu'à 15 kilomètres en aval de Paris elle n'en renfermaient plus que 15.000. Si cet effet se produit dans les courants d'eau douce, à plus forte raison doit-il se produire dans ceux d'eau salée. En ce qui concerne l'action chimique des sels marins, on sait les énergiques propriétés assainissantes des chlorures alcalins et surtout du chlorure de sodium. On l'emploie en tout lieu pour la conservation des viandes et du poisson. Son action sur les plaies, ulcères, etc. est connue de tous. Il s'oppose avec une grande énergie à la putréfaction. Des travaux récents ont établi que le sérum sanguin lui devait en partie ses propriétés bactéricides. Certains expérimentateurs ont étendu cette propriété aux solutions salines. Les injections dans les veines de solutions de chlorure de sodium à 7 %, outre qu'elles ont le pouvoir de restituer au sang un de ses éléments essentiels, lui rendent aussi la composition qui lui permet d'opposer une résistance énergique à l'envahissement des microbes.

La composition de l'eau de mer nous autorise à l'assimiler à un sérum intensif. Celle des canaux de Cette contient, en effet, d'après PETIT et DUCAMP, 27 grammes de chlorure de sodium par litre, plus 7 grammes de chlorure de magnésium, 6 grammes de sulfate de soude, des iodures et des bromures qui portent la minéralisation à 42,5 par litre.

Ceci nous amène à examiner l'action de l'eau de mer sur les microbes. Ici les résultats acquis au laboratoire sont d'accord avec les constatations empiriques.

GIAXA, KLEIN, SABATIER, DUCAMP et PETIT, FRANKLAND et WARD, W. HERDMANN et BOYCE, KRAUSS ont reconnu que l'eau salée était un très mauvais milieu de culture pour les microbes. Particulièrement, le bacille d'EBERTH, d'après ces expérimentateurs, ne se multiplie pas dans les eaux de mer et finit par disparaître au bout de peu de jours. FRANKLAND et WARD ont montré que, même dans une solution artificielle à 3 %, les bacilles ne se développent point et disparaissent totalement vers le dix-huitième jour.

Cela explique sans doute que malgré leurs nombreuses investigations, dans les divers examens microscopiques qu'ils ont fait des eaux et des canaux de Cette, PETIT et DUCAMP n'ont jamais pu déceler la présence du bacille d'EBERTH. Une fois seulement, ils ont trouvé des colonies d'un bacille qui se rapprochait du *Bacillus coli*. On

comprend que cet effet bactéricide sur les espèces nocives s'exerce d'une façon d'autant plus énergique que l'eau est renouvelée plus souvent, et, en effet, W. HERDMANN et R. BOYCE, de Liverpool, ont trouvé que, dans un courant d'eau de mer pure, le bacille d'EBERTH disparaît avec une grande rapidité.

D'ailleurs, le séjour des Huîtres dans les parcs d'engraissement dure souvent plusieurs mois; le verdissement des marennes exige un mois environ. Pendant tout ce temps, l'action phagocytaire des cellules de l'Huître s'exerce avec énergie aux dépens de tous les microbes qui peuvent pénétrer dans son organisme.

Les expériences de divers bactériologistes français et étrangers, expériences que nous avons pu répéter facilement à Wimereux, prouvent que, si la contamination n'est pas entretenue par l'apport continu de nouveaux bacilles, les phagocytes ont éliminé, en moins de quarante-huit heures, tout germe typhique.

Enfin, il est de connaissance vulgaire dans les laboratoires de zoologie qu'une Huître, comme d'ailleurs un Mollusque quelconque, ne peut vivre longtemps dans une eau putride ou chargée de microbes trop nombreux; c'est là sans doute, pour le dire en passant, la cause principale de l'insuccès de toutes les tentatives faites pour donner à l'Huître une nourriture artificielle, celle-ci déterminant la corruption de l'eau et amenant la mort du Mollusque plus rapidement que ne le ferait l'inanition ⁽¹⁾.

Il n'y a donc pas à craindre une insalubrité de l'Huître résultant d'une contamination longue et permanente, mais on pourrait redouter plutôt la transmission possible d'un microbe introduit dans le Mollusque peu de temps avant sa consommation.

A ce point de vue, les parcs d'étalage sembleraient présenter quelques inconvénients lorsque les Huîtres qui y sont placées sont livrées trop rapidement à la consommation avant qu'elles ne soient complètement débarrassées des animaux ou végétations parasites qui les recouvrent et dont le parquage favorise, parfois, la décompo-

(1) Les courants d'eau provoqués par les Mollusques Pélécy-podes eux-mêmes pour l'exercice des fonctions de respiration et de nutrition ont aussi une action épuratrice très énergique comme l'ont montré HUXLEY et VIALLANES. Voir HUXLEY (Th.-H.), *Oyster and the Oyster question* (*The english illustrated Magazine*, I, 1883, p. 47-53 et p. 112-121) et VIALLANES (H.), *Recherches sur la filtration de l'eau par les Mollusques et applications à l'ostréiculture et à l'océanographie* (*Comptes-rendus de l'Acad. des Sc.*, 7 juin 1892).

sition, ou encore lorsque ces parcs sont exposés à marée basse à recevoir les eaux d'égouts ou de rivières impures. Mais ces parcs sont peu nombreux ; la plupart d'entre eux ne découvrent qu'aux basses mers des grandes marées, leur surveillance est facile ; facile aussi serait leur déplacement au cas où il serait reconnu nécessaire. A Cancale où existent des parcs d'étalage importants, on consomme des Huitres dans presque toutes les maisons et cependant les cas de fièvre typhoïde sont isolés ou tout à fait rares.

Beaucoup plus dangereux sont les parcs d'expédition, les dépôts dans les canaux et les ports, au voisinage des gares maritimes, les innombrables réserves établies par des marchands en gros ou par les restaurateurs sur tout le pourtour du littoral. Ces divers établissements de stabulation temporaire sont surtout sujets à la critique, lorsque les Mollusques doivent être utilisés dans le voisinage et sans qu'un délai de quarante-huit heures avant la consommation ait permis à la phagocytose d'éliminer les bacilles infectieux.

Certaines mesures réclamées par le docteur MOSNY, par exemple le transfert des parcs de Cette en un point inhabité des rives de l'étang de Thau (transfert qui d'ailleurs nous semble inutile pour beaucoup de raisons indiquées ci-dessus), seraient complètement illusoires, ainsi qu'il le reconnaît lui-même, si l'on autorisait les parqueurs à conserver dans les canaux des réserves, sortes d'entrepôts, où séjourneraient les Huitres apportées des parcs, avant leur expédition par bateau ou par chemin de fer.

Mais c'est avec raison que M. le docteur MOSNY a demandé la suppression des parcs d'expédition d'Andernos, près Arcachon, des parcs du Moros, à Concarneau, des parcs de Granville et de Cherbourg, du dépôt de Dunkerque où les causes d'insalubrité sont portées à leur maximum par l'importance même du port et par le régime des égouts qui reçoivent les eaux des rues, les eaux ménagères et les vidanges.

Ces parcs sont en réalité de simples dépôts, et pour quelques-uns leur insalubrité est notoire ; tel celui de Granville situé dans l'anse où se jette le Bosc dans lequel est lavé tout le linge de la ville, sur une grève où les ménagères des bas quartiers, à défaut de fosses d'aisances, se débarrassent nuitamment de toutes les immondices accumulées dans leur logement pendant le jour. Aussi M. LE SERGNEUR, commissaire de la marine à Granville, écrivait-il dans un rapport du 26 juin 1895 : « Si les Huitres de ce parc n'ont pas été

jusqu'ici considérées comme nuisibles, du moins excitent-elles, en raison même des fonds sur lesquels elles reposent, une véritable répugnance chez bon nombre d'habitants du pays qui s'abstiennent d'en consommer ».

Les dépôts flottants doivent être proscrits au même titre que les parcs d'expédition lorsqu'ils sont établis dans des eaux impures. Il existe à La Rochelle, dit M. Mosxy, un bac ou dépôt flottant situé dans la darse d'arrivée du canal de Marans et qui reçoit des Huîtres portugaises qui n'y séjournent que pendant les quelques jours précédant leur transport au Havre. Ce bac se trouve immergé dans les eaux du fossé de La Rochelle, à quelques mètres d'une bouche d'égout.

Au Havre, ces Huîtres sont déposées dans des dépôts flottants situés dans l'annexe de l'avant-port, du côté de la jetée sud ; par conséquent, dans un endroit où les eaux sont encore plus contaminées que dans la darse de La Rochelle. Ce dépôt appartient à un marchand en détail qui livre directement les Huîtres à la consommation.

Depuis la publicité du rapport Mosxy, en 1900, l'administration de la Marine s'est préoccupée de mettre un terme aux abus que ce rapport signalait en divers points du littoral et l'on peut affirmer que, d'une façon générale, l'état sanitaire de nos divers parcs s'est amélioré là où il laissait à désirer.

Conviendrait-il d'aller plus loin et de prendre des mesures plus rigoureuses à l'égard de certains parcs d'expédition ou de certaines réserves. Dans son rapport à l'Académie de médecine (séance du 30 juin 1896) au nom de la commission composée de MM. LABOULBÈNE, A. GAUTIER, J. CHATIN et CORNIL, le professeur CORNIL émettait le vœu que les Huîtres provenant des localités reconnues contaminées fussent placées pendant huit jours avant leur vente sur un point de la côte baignée par l'eau pure de la mer.

Quelques jours avant, plus exigeant, mais aussi peu pratique, le professeur CHANTEMESSE écrivait : « Si l'on ne peut éviter la contamination des parcs, peut-être serait-il possible d'envoyer les Huîtres quelques semaines avant leur consommation, en mer, sur les côtes sauvages de Belle-Isle, de la Bretagne, etc., où elles se dépouilleraient de leurs impuretés » (1).

(1) CHANTEMESSE. Les Huîtres et la fièvre typhoïde (*Académie de médecine*, 2 juin 1896).

L'impossibilité d'établir de pareils sanatoriums ostréaires est trop évidente pour que nous insistions.

Mais avant de ruiner les parqueurs en leur imposant des obligations trop onéreuses si elles étaient praticables et de prendre des mesures qui, si elles n'étaient illusoires, pourraient entraver l'essor de notre industrie ostréicole, il serait bon d'examiner si des causes plus prochaines ne peuvent intervenir pour déterminer les accidents qu'on voudrait éviter.

Comme le fait remarquer M. le docteur MOSNY dans une note, page 125 de son rapport confidentiel, nous savons que les Huîtres qui ont séjourné plus ou moins longtemps chez des marchands au détail peuvent être contaminés par l'eau douce dont ceux-ci se servent pour les rafraîchir, car cette eau est habituellement puisée au plus près dans les cours d'eau voisins, voire même dans les ruisseaux de la rue. On n'est donc en droit d'incriminer les parcs que quand les Huîtres prétendues nocives en proviennent directement, sans stabulation intermédiaire dans des dépôts ou chez les marchands au détail.

Voici d'ailleurs comment s'exprime à ce sujet M. CIRCAN, commissaire de l'inscription maritime, à Cancale, dans une lettre du 5 mai 1903 :

« Parmi les causes qui ont pu jeter le discrédit sur les Huîtres de Cancale, il faut signaler les pratiques de certains marchands qui, en vue d'écouler des Mollusques déjà expédiés depuis assez longtemps, les conservent en les baignant dans une saumure quelconque ou en les plongeant dans des eaux qui ne sont peut-être pas toujours très propres.

« Ce sont alors des Huîtres qui ont souffert et dont la consommation peut entraîner des effets quelquefois néfastes. Mais l'origine n'est en cela pour rien et il en est de ces Mollusques comme de tout autre Poisson avarié, comme de tout produit d'alimentation en mauvais état ».

De son côté, M. le commissaire du quartier de Marseille s'exprime ainsi :

« Il existe à Marseille de nombreux marchands ambulants de coquillages : le soleil ardent avarié naturellement la marchandise des éventaires en plein air ; il n'est pas rare de voir les marchands prendre de l'eau dans les ruisseaux pour arroser les Huîtres entrebâillées et les faire paraître plus fraîches. Il est inutile d'insister sur

les dangers que font courir à la santé publique de semblables pratiques, sans que les parcs d'où proviennent les Mollusques puissent être le moins du monde incriminés ».

Et comme le fait remarquer M. MOSNY, cette déplorable pratique n'est pas spéciale à Marseille ; cela se fait presque partout, à Paris en particulier. Si nous n'avons pas le soleil de Provence, l'éloignement de la mer et les avaries dues à un long transport compensent largement cette cause de détérioration.

C'est à la police municipale qu'il appartient d'intervenir pour faire disparaître des abus aussi condamnables et préserver la santé publique d'un danger dont il serait souverainement injuste de faire supporter la responsabilité par nos centres ostréicoles.

Plus près encore du consommateur, il faut compter avec l'hôtelier, le restaurateur, le cuisinier, etc. Dans un certain nombre de restaurants à la mode, on a pris l'habitude de servir les Huîtres sur un lit de glace. Je ne discuterai pas la valeur du procédé au point de vue gastronomique ; pour ma part je le trouve détestable. Mais il est pis encore au point de vue hygiénique. D'abord il illusionne le consommateur sur la fraîcheur du produit. Le Mollusque congelé ne réagit plus aux excitations, soit qu'on le pique avec une fourchette, soit qu'on l'irrite avec une goutte de citron et, par suite, il est impossible de vérifier s'il est encore vivant. Enfin la glace en fondant délaie toutes les impuretés de la coquille et produit un liquide impur qui baigne plus ou moins l'intérieur de la valve. Ce liquide avalé avec une Huître même irréprochable suffit pour la rendre malsaine et dangereuse.

En terminant ce rapport déjà long mais cependant bien incomplet, je voudrais exprimer un vœu : Je souhaiterais qu'il n'existât de par le monde d'autres cas de fièvre typhoïde que ceux réellement causés par l'ingestion d'Huîtres malsaines.

Il n'en est malheureusement pas ainsi et pour quiconque a fréquenté nos ports de mer et surtout nos petites stations balnéaires où s'entasse vers la fin de l'été une population de baigneurs d'année en année plus nombreuse, il n'est pas malaisé de découvrir une foule d'infractions aux lois les plus élémentaires de l'hygiène, autant de portes ouvertes au microbe typhique.

Les eaux que l'on boit sur le littoral sont généralement empruntées à des nappes superficielles, à peine filtrées par quelques mètres

de sable et le plus souvent contaminées par des déjections de toute nature. Les égouts manquent en général et, lorsqu'ils existent, ils déversent directement dans le port leurs eaux malodorantes au beau milieu de la plage, sans que les baigneurs, habitués à cette odeur pestilentielle, paraissent s'en émouvoir beaucoup.

Tel qui craint d'avaler une Huitre, effrayé par des articles de journaux colportés de main en main sur la plage, ne songe pas qu'il ingurgite des millions de bacilles d'EBERTH fraîchement sortis de l'égout et doués de toute leur virulence (1).

Sur les côtes de la Manche, il y a bien peu d'individus dans la population autochtone qui n'aient eu la fièvre typhoïde; on la désigne presque partout sous le nom euphémique de *maladie des quarante jours* et on la considère comme un accident inévitable, au même titre que la rougeole ou la coqueluche pour les enfants.

A la fin de la saison, quand le beau temps se prolonge un peu vers le commencement d'octobre et que les baigneurs s'attardent au bord de la mer, il n'est pas rare de voir se produire des affections gastro-intestinales d'une gravité variable, parfois mortelles. On ne compte pas les morts qui se produisent après le retour au logis habituel et

(1) La *Recue générale de la Marine marchande* dans son n° du 2 mars 1905 nous fournit, p. 245, un nouvel exemple de l'illogisme et des raisonnements à la Gribouille du public ignorant.

Les consommateurs d'Huitres, troublés par les articles de journaux dont nous avons parlé, ont renoncé à leur Mollusque de prédilection pour absorber des coquillages tels que les *Cardium* qui sont souvent recueillis dans des conditions bien plus mauvaises au point de vue hygiénique que celles des perles les plus suspects.

« D'un rapport qui vient d'être publié par le président du syndicat général des mandataires à la marée des Halles centrales, il résulte, par des chiffres péremptoires, que l'on mange beaucoup moins d'Huitres.

» Les Parisiens ont été réellement effrayés, quand on leur a dit que ces savoureux Mollusques propageaient la fièvre typhoïde. Et leurs craintes se sont traduites par une énorme diminution dans les achats.

Mais les Huitres furent remplacées par les Ecrevisses et les coquillages dont la vente a beaucoup augmenté !

» En 1903, en effet, on n'avait vendu, aux Halles, que 8.862.275 kilos de Moules et coquillages, produisant 3.537.716 francs et que 96.070 kilos d'Ecrevisses donnant un rapport de 378.575 francs.

» En 1904, Moules et coquillages, dont on a livré 9.109.190 kilos, ont rapporté 4.222.200 francs ! Quant aux Ecrevisses, c'est le triomphe ! Elles atteignent, pour le poids, 216.130 kilos et pour la vente : 788.285 francs !

» Et tout cela, au détriment des Huitres ! C'est à croire qu'une Huitre de génie a fait courir des bruits inquiétants pour protéger sa race et échapper à la gourmandise humaine ! ».

qu'on n'a pas l'idée de rattacher à une infection prise pendant la villégiature.

Combien est petite la part qu'on peut attribuer aux Huîtres, aux Moules et autres Mollusques dans cette mortalité de la saison automnale ! Mais il est temps de conclure, et nous nous résumerons dans les lignes suivantes :

1° L'Huître, dans ses conditions normales d'existence, n'est malsaine en aucune saison (pas même à l'époque du frai) ;

2° Les maladies microbiennes de l'Huître ne sont pas transmissibles à l'homme. Ces maladies sont rares, d'ailleurs, et inconnues dans la plupart de nos établissements ostréicoles ;

3° Les Huîtres draguées au large et sur les bancs naturels sont à l'abri de toute contamination. Elles peuvent, dans certains cas, devenir impropres à la consommation, mais ne constituent pas un danger pour la santé publique ;

4° La transmission du bacille d'EBERTH (bacille de la fièvre typhoïde) par les Huîtres est chose possible ; mais les cas bien démontrés sont excessivement rares. Ils exigent un concours de circonstances tout à fait exceptionnel ;

5° Les établissements de production de naissain, par leur nature même, sont à l'abri de toute suspicion ;

6° Il convient de distinguer parmi les parcs : *a)* les parcs d'étalage ; *b)* les parcs d'engraissement ; *c)* les parcs d'expédition ;

7° Les parcs d'étalage sont peu nombreux et faciles à surveiller et à déplacer au cas où ils pourraient devenir insalubres. On n'a pu, d'ailleurs, les incriminer sérieusement ;

8° Les parcs d'engraissement, pour remplir le but que se propose l'ostréiculteur, doivent être placés dans des conditions parfois suspectes en apparence, mais qui excluent forcément une contamination permanente ;

9° Les parcs d'expédition seuls exigent une surveillance très active. Cette surveillance doit s'exercer également dans les dépôts transitoires des bassins des ports où les Huîtres séjournent souvent avant leur transport dans les gares ;

10° Toute surveillance des parcs serait illusoire si elle n'était suivie d'une surveillance beaucoup plus nécessaire des Huîtres mises en réserve chez les marchands en détail, les restaurateurs, les vendeurs sur la voie publique, etc.

Il convient de rappeler au public que, dans beaucoup de petites stations balnéaires du littoral où l'on a attribué aux Huitres des endémies d'affections typhoïdiennes, les sources d'infection sont nombreuses, surtout à la fin de la saison des bains qui coïncide justement avec la reprise de la consommation. Les eaux de source sont souvent suspectes, les égouts nuls ou mal entretenus. L'hygiène de la plupart de nos petits ports est tout à fait déplorable, et c'est de ce côté qu'il convient d'attirer l'attention au lieu de prendre comme bouc émissaire une industrie nationale très intéressante et digne de tous les encouragements.

Comme sanction pratique de ces conclusions, le comité consultatif des pêches maritimes exprime le vœu que M. le ministre de la Marine envoie M. l'Inspecteur général des pêches maritimes sur les différents points où se trouvent des établissements ostréicoles de toute nature : 1^o afin de constater les améliorations apportées en ces dernières années aux conditions d'hygiène dans lesquelles se trouvent ces établissements ; 2^o afin d'examiner les mesures de toutes sortes (expériences scientifiques ou sanctions administratives) qu'il conviendrait de provoquer, s'il y a lieu, pour mettre notre industrie ostréicole à l'abri de toute critique au point de vue hygiénique.

Le comité consultatif exprime également le vœu que M. le ministre de l'Intérieur veuille bien prescrire des mesures de police très sévères en ce qui concerne la vente des Huitres en détail.

ANNEXE A.

SUR UNE AFFECTION PARASITAIRE DE L'HUITRE (*Ostrea edulis* L.) CONNUE SOUS LE NOM DE *maladie du pied* ⁽¹⁾

Dans le courant de l'automne dernier mon attention fut attirée sur la fréquence d'une maladie de l'Huitre que je n'avais jusqu'alors observée que de loin en loin. Pour les Huitres de certaines localités du golfe de Gascogne, il n'était pas rare de rencontrer un individu malade par chaque douzaine. L'affection, je me hâte de le dire, n'altère pas directement la salubrité du Mollusque, mais elle occasionne son

(1) Extrait des *C. R. des séances de la Société de Biologie*, 19 mai 1894.

amaigrissement et, comme on le verra par la description suivante, elle diminue sa valeur marchande et peut causer un dommage sérieux aux ostréiculteurs lorsqu'elle sévit avec intensité.

C'est le muscle adducteur des valves qui est atteint. La maladie se manifeste d'abord aux points d'insertion de ce muscle sur les valves. Généralement c'est l'insertion sur la valve inférieure (valve concave) qui montre les premiers symptômes; mais il peut arriver aussi que la valve supérieure soit prise d'abord, ou que les deux valves soient atteintes simultanément. Le point de départ semble être dans l'épithélium modifié qui existe aux points d'union du muscle avec la coquille (*lieu de sécrétion de la substance diaphane* des auteurs) ⁽¹⁾.

En enlevant le muscle d'un individu récemment atteint, on trouve la surface d'insertion couverte de petites aspérités d'un vert noirâtre, dont l'existence ne pouvait être soupçonnée avant cette opération. Ces aspérités vont en croissant, dissociant le muscle et parfois même formant des tumeurs irrégulières à la face interne de la valve dans le voisinage du muscle, surtout du côté de la portion ligamentaire (portion interne) qui est toujours plus fortement attaquée. A l'intérieur du muscle elles constituent des sortes de stalagmites s'intercalant entre les fibres qu'elles compriment et finissent par atrophier complètement.

Ces productions pathologiques sont d'abord de consistance cornée et douées d'une certaine élasticité, mais lorsqu'elles deviennent extérieures au muscle atrophié, dans la région péricardique, le Mollusque agit à leur égard comme avec tout corps étranger introduit dans la coquille: il les revêt extérieurement d'une couche de nacre qui les transforme en une sorte de palissade résistant au couteau si l'on veut détacher l'Huître de la valve.

L'examen microscopique des excroissances débitées en lames minces révèle, à l'immersion, l'existence d'un Schizomycète (*Myotomus ostrcarum* Gd.) dont les masses zoogléiques sont

(1) Cette région si intéressante a été peu étudiée au point de vue histologique. Pour EHRENBaum (1885), les extrémités mêmes des fibres musculaires seraient douées d'activité sécrétrice. MOYNIER DE VILLEPOIX, qui a publié récemment un long mémoire sur la formation et l'accroissement de la coquille, ne nous renseigne guère sur ce point. Les figures 23 et 24 de la planche XIX accompagnant ce travail représentent le muscle comme s'il s'insérait directement sur les valves chez l'Anodonte. Le mémoire de MOYNIER présente d'ailleurs de regrettables omissions. L'auteur ignore l'important travail de W. VON NATHUSIUS: Untersuchungen über Hartingsche Körperchen (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, t. XLIX, 1890, p. 602, pl. 28).

recouvertes de couches concentriques de conchyoline. L'état le plus fréquent du parasite est celui de *micrococcus*, mais on rencontre aussi des formes bacillaires immobiles. La coloration est d'un jaune verdâtre; en masse et combinée avec la teinte de la conchyoline, cette couleur prend un ton vert-bouteille.

Lorsque l'altération est ancienne, sur les Huitres de trois à quatre ans, on trouve souvent d'autres parasites qu'on pourrait être tenté d'incriminer. Le professeur REINKE, de Kiel, et le major REINBOLD, qui ont bien voulu, à ma demande, examiner une valve d'Huitre portant une volumineuse tumeur, y ont trouvé en grand nombre un petit *Polycystis* et de plus des filaments qui seraient peut-être l'état jeune de *Conchocelis rosea* BATTERS. Mais je pense, et tel est aussi l'avis de M. GOMONT, qui a bien voulu m'aider de son expérience et de ses conseils, que le rôle important dans la maladie appartient au Schizomycète signalé ci-dessus.

Ce parasite agit-il à la manière des Algues perforantes en détruisant le calcaire? Cela n'est pas probable, car les valves ne sont pas creusées ni fortement érodées aux points où sont fixées les productions pathologiques, et si les tumeurs ne renferment que peu ou pas de carbonate de chaux, cela paraît tenir surtout à l'état maladif de l'épithélium, qui ne sécrète plus que de la conchyoline, dans les régions affectées.

Le microbe vit sans doute aux dépens de la conchyoline, dont il use lentement les lamelles de l'intérieur vers l'extérieur, à mesure que le Mollusque en sécrète de nouvelles. Les cultures que j'ai tentées sur gélatine et sur agar salés ne m'ont pas donné jusqu'ici de résultats satisfaisants.

La maladie paraît être à marche très lente. Elle ne se manifeste extérieurement que par la difficulté que le mollusque éprouve à tenir ses valves fermées, difficulté qui va jusqu'à l'impossibilité lorsque la partie active (partie externe) du muscle est atteinte. Naturellement cette difficulté de fermer les valves expose l'Huitre à de nombreuses causes de destruction, et de plus l'empêche de garder son eau dans le transport.

Il me semblait impossible que les ostréiculteurs n'eussent pas remarqué cette affection. J'ai su qu'en effet elle était bien connue dans les parcs du littoral de la Vendée, et qu'on l'y désigne sous le nom de *maladie du pied*, nom assez impropre d'ailleurs, puisque justement le pied n'existe pas chez les Ostréacées.

Je n'ai trouvé dans les ouvrages d'ostréiculture qu'une indication assez vague relative à cette maladie. Dans un mémoire publié en 1878, sous le titre *Études pratiques sur les ennemis et les maladies de l'Huître dans le bassin d'Arcachon*, les frères DE MONTAUGÉ s'expriment comme il suit :

« Nous avons observé certaines maladies qui sont l'effet de causes remontant à l'année précédente. Fort heureusement, il en est qui n'empêchent pas les Huîtres atteintes d'être comestibles. Telle est cette maladie générale dans le bassin d'Arcachon qui a fort préoccupé certains ostréiculteurs pendant l'année 1877. Le mollusque est resté très maigre pendant l'hiver de cette année; au centre du muscle adducteur on distinguait une tache noire et des petits points gris foncés, qui ne s'y trouvent pas d'habitude. Quand on détachait le Mollusque de la coquille, ce muscle adducteur, au lieu de résister au couteau et de rester solidement attaché au test, suivait le corps au moindre toucher, manquant complètement d'adhérence. Ce phénomène, dont on n'a pas encore, malgré des observations suivies, déterminé la cause, a fort heureusement disparu ⁽¹⁾ ».

Une étude plus complète de la *maladie du pied* rendrait certainement service aux ostréiculteurs et fournirait peut-être les moyens de combattre ce fléau avant qu'il n'ait pris des proportions plus inquiétantes.

ANNEXE B.

NOTES HISTORIQUES SUR LA FIÈVRE TYPHOÏDE ET LES HUITRES.

D'un très intéressant article publié sous ce titre par le D^r HÉLOT (*Revue médicale de Normandie*, 10 février 1905, p. 49), il résulte que les accidents causés par les Huîtres ou du moins attribués aux Huîtres sont connus depuis plus longtemps qu'on ne le croit généralement. Toutefois, en raison des descriptions confuses des anciens auteurs, il est souvent difficile de dire si dans les épidémies signalées il s'agissait de paludisme, de dysenterie ou de fièvre typhoïde.

Au XIV^e siècle, les Huîtres furent accusées d'être la cause de la peste; en 1585, exactement, la police consulta la Faculté de Méde-

(1) *Actes Soc. Linn. de Bordeaux*, vol. XXXII (4^e série, t. II), p. 240-241.

cine de Paris pour savoir si on pouvait permettre ou s'il fallait interdire l'usage des Huîtres, car l'épidémie pestilentielle qui durait depuis cinq ans à Paris et en Normandie ne cessait pas. La Faculté répondit avec raison que, bien loin d'être nuisibles, les Huîtres seraient salutaires si elles arrivaient fraîches ⁽¹⁾. Les Huîtres et coquillages, en effet, furent un des premiers et des principaux aliments de l'homme aux temps préhistoriques.

En février 1776, LEPEQC DE LA CLÔTURE fut envoyé à Dieppe pour y étudier la cause d'une épidémie de « Fièvre péripneumonique putride ». LEPEQC en attribua l'existence à la grippe et aux Huîtres, des personnes malades ayant mangé des Huîtres gelées ⁽²⁾.

Cette observation présente beaucoup moins d'intérêt que la suivante, recueillie par le Dr HÉLOT dans le *Journal de Rouen* du 3 frimaire, l'an IX de la République ; elle est encore relative à la ville de Dieppe :

« Notre correspondant de Dieppe nous écrit ce qui suit : On publie ici que vos concitoyens répugnent de goûter des Huîtres, parce qu'ils craignent d'être atteints des mêmes maux qu'ont ressentis beaucoup d'habitants de Dieppe après en avoir mangé.

» Qu'ils soient rassurés, ce ne sont point proprement dit les Huîtres qui sont mauvaises, mais l'air qu'elles respirent à bord d'un bateau malpropre. Celles qui sont arrivées ici sont parquées maintenant, bien lavées, excellentes et salubres.

» Voici à peu près la cause des tranchées dont on a été violemment tourmenté pendant plusieurs jours, et dont eussent été atteints presque tous les habitants de cette ville sans la prompte surveillance des autorités et surtout du maire.

» Le bateau qui les a apportées en ce port avait précédemment pris, à Rouen, une cargaison d'engrais de fumier sec provenant des immondices retirées des commodités de cette commune, et l'ayant déchargé à Caen sans avoir nettoyé son bord, il fit de suite un chargement d'Huîtres. A l'approche de la marée, l'Huître s'ouvre ; c'est alors qu'avec l'eau fétide qui circulait par une des membrures de la cale, elle s'est abreuvée de la putridité qui y était renfermée.

(1) HAZON. Eloge historique de la Faculté de Médecine de Paris, page 39. — HÉLOT rappelle, à titre de curiosité, que CORSIVART, en 1787, soutint la thèse suivante : « Faut-il boire du vin pur en mangeant des Huîtres ? »

(2) LEPEQC DE LA CLÔTURE. Collection d'observations sur les maladies et constitutions épidémiques, tome II, pages 982 et 983.

Ce ne sont donc point les huîtres qui sont dangereuses, mais bien l'air et l'eau qu'elles respirent ⁽¹⁾ ».

Il ne faut pas s'étonner de ces idées émises aux XVI^e et XVIII^e siècles, car on savait déjà à cette époque que quelques maladies étaient dues à l'eau. LEPECQ DE LA CLÔTURE attribua des épidémies qui sévissaient dans le Roumois à la mauvaise qualité de l'eau des villages de cette région : « Nous donnerons, écrit-il, à ces habitants qui sont forcés de boire l'eau croupissante de leurs mares, le conseil utile de la faire bouillir et de la filtrer avant d'en faire usage » ⁽²⁾. LEPECQ DE LA CLÔTURE signale plus loin que dans les environs de Bernay, les paysans ne boivent que de l'eau de pluie, mais « ils prennent la précaution de la faire bouillir » ⁽³⁾.

Ces conseils et ces usages sont conformes aux préceptes d'HIPPOCRATE et de GALIEN. Le premier conseillait dans certains cas de filtrer l'eau, et peut-être même de la faire bouillir ; le passage où il donne ce conseil ayant été interprété différemment par les divers traducteurs. Le second s'exprime plus nettement : il recommande la filtration et l'ébullition pour purifier les eaux limoneuses et marécageuses. On a beaucoup médité de l'empirisme ! Mais la médecine, comme l'a dit TROUSSEAU, n'a pas été formée autrement que par l'empirisme. HIPPOCRATE et GALIEN ont fait, sans le savoir, de la bactériologie empirique.

ANNEXE C.

DEUX ENNEMIS DE L'OSTRÉICULTURE ⁽⁴⁾.

Grâce à l'initiative d'un praticien très actif et très instruit, M. le docteur GRESSY, l'ostréiculture a fait depuis quelques années des progrès considérables dans le Morbihan.

(1) LEPECQ DE LA CLÔTURE. Collection d'observations sur les maladies et constitutions épidémiques, tome I, page 209.

(2) *Idem*, tome I, page 314.

(3) Le 25 brumaire an IX, la Municipalité de Rouen prenait la décision suivante : « Il sera écrit à l'instant au citoyen Lefebvre, directeur des Poids et Mesures, pour l'engager à surveiller plus strictement que jamais la dégustation des Huîtres arrivées et qui arriveront par la suite » (D^r PANEL : L'hygiène et la santé publique à Rouen, page 75).

(4) A. GIARD. *Bull. scient. dépt. du Nord* (2) IV, 1881 (t. XIII de la collection, p. 72 et suiv.

Malheureusement chaque fois que l'homme, pour son utilité et ses plaisirs, favorise d'une façon particulière le développement d'une espèce animale ou végétale, il arrive le plus souvent que la nature s'efforce de rétablir l'équilibre troublé en suscitant quelque parasite redoutable à l'être privilégié. C'est dans cette lutte incessante entre la sélection naturelle et la culture intentionnelle de l'homme que le biologiste doit intervenir pour prêter le concours de la science à l'industrie menacée. Depuis quelques mois les huîtres du Morbihan sont envahies par un ennemi redoutable. Des échantillons ont été envoyés au mois de novembre à M. le sénateur ROBIN, directeur du Laboratoire de zoologie maritime de Concarneau, qui a bien voulu me les transmettre. Voici le résumé des observations que j'ai pu faire et des conseils que j'ai cru devoir donner pour sauvegarder les intérêts de notre industrie côtière :

1^o Il faut mettre absolument hors de cause les Annélides incriminées par le docteur GRESSY. Ces Annélides sont des *Polynoe* de plusieurs espèces ; elles vivent parmi les Huitres, mais non à leurs dépens. Elles sont aussi inoffensives que les Serpules, les Ascidies et la grosse Éponge couleur mie de pain (*Halichondria panicea*) fixées sur les coquilles. Tout ce monde-là n'est nuisible que parce qu'il tient de la place, gêne un peu l'Huitre dans son développement et lui dérobe une partie de sa nourriture ;

2^o L'ennemi le plus redoutable, celui qui met les Huitres dans un déplorable état en détruisant peu à peu la coquille n'est pas une Annélide, comme on l'a cru quelquefois. C'est une Éponge appartenant au genre *Vioa* ou *Cliona*. L'espèce est *Cliona celata*. JOHNSTON, GRANT et même BOWERBANK ont désigné sous ce nom 5 ou 6 espèces différentes. Le type a été démembré par HANCOCK, qui a réservé le nom de *celata* à la forme que nous trouvons dans les Huitres du Morbihan (1).

Ces *Cliona* sont, pour les *Ostrea*, de terribles ennemis. Il y a 5 ans, à St-Vaast-la-Hougue, les dragueurs d'Huitres avec lesquels je vivais m'ont plusieurs fois parlé de ce fléau qu'ils connaissent bien et qu'ils nomment la *maladie du Pain d'épices* (à cause de la couleur jaune, visible même sans briser la coquille, sur les papilles qui font saillie par les ouvertures superficielles). Ils m'ont affirmé qu'en

(1) A. HANCOCK. On the excavating power of Sponges (*The Annals and Magazine of nat. hist.* (2) III, 1849, p. 321-348, pl. XII-XV).

peu de temps des bancs entiers avaient été détruits par ce parasite qui, selon eux, fait plus de tort aux huîtres que la pêche en temps prohibé ;

3^o Outre cet ennemi, le seul dont il faille tenir compte dans les circonstances actuelles, il en est un autre qui doit être signalé bien que je ne l'ai rencontré que deux fois dans les échantillons venant du Morbihan. C'est une petite Annélide de 2 à 3 centimètres de long qui creuse une galerie en U sous la nacre de la coquille, généralement sous la valve supérieure. On la voit par transparence, elle dessine un filet rouge dû au grand développement de son appareil hémétique. Souvent aussi le tube est rempli de boue et paraît noirâtre sous la mince couche d'émail non détruit.

Cette Annélide est une espèce inédite du genre *Polydora*. Elle appartient au même groupe que *P. hoplura* CLAPARÈDE, groupe formé d'espèces renfermant, dans les faisceaux de soies dorsales des anneaux postérieurs, de grandes soies brunes spéciales en rapport sans doute avec la vie de ces Annélides perforantes ⁽¹⁾.

Cette *Polydora*, que j'appelle *P. sanguinea*, est excessivement abondante dans les Huîtres communes d'Arcachon. Presque chaque Huître prise sur le marché de Lille en renferme et peut-être n'est-elle plus rare dans le Morbihan que parce que les ravages plus intenses de la *Cliona* ne lui laissent pas de place.

J'insiste sur ce parasite pour deux raisons : d'abord il peut devenir un jour plus dangereux qu'il n'est aujourd'hui ; ensuite je crois que l'histoire des *Polydora* fournit un remède contre les terribles *Cliona* qu'on ne peut songer à attaquer directement. La *Polydora* la plus commune sur les côtes de France est la *P. ciliata*, particulièrement abondante sur les côtes calcaires des environs de Dieppe et du Pas-de-Calais. Tant que cette Annélide trouve sur le rivage le calcaire qui lui est nécessaire, elle n'attaque point les coquilles. Aux environs de Boulogne, à Wimereux, où la roche devient siliceuse (Grès de Portland), la *Polydora* se loge dans les coquilles mortes d'Huîtres, *Pecten*, etc., et jusque dans la columelle des Pourpres vivantes qu'elle finit par miner complètement, donnant entrée à d'autres

(1) J'ai été amené depuis à considérer cette Polydore comme une simple variété de *P. hoplura* CLAPARÈDE. Voir pour la détermination des espèces du genre *Polydora* : F. MESNIL, Sur le genre *Polydora* BOSC (*Bull. scient. Fr. et Belg.*, t. XXIX, 1896, p. 240 et suiv.).

ennemis et exposant le Mollusque à toute espèce de causes de destruction.

Comme les Polydores, les *Cliona* sur nos côtes calcaires envahissent de préférence les pierres submergées (St-Vaast comme le Morbihan a un rivage siliceux). Ne pourrait-on introduire des blocs de calcaire dans le voisinage ou au pourtour des huîtres. Les *parasites perforants* iraient s'y loger, et de plus les Huîtres formeraient sans doute une nacre plus épaisse, plus résistante: j'ai remarqué, en effet, que les Huîtres du Morbihan, comme celles d'Arcachon, ont une grande tendance, par insuffisance de calcaire, à laisser des vides entre les lamelles de nacre, vides qui se remplissent d'eau qui se corrompt et dénature le goût du mollusque. Les ostreiculteurs disent alors qu'elles ont la *maladie de la fossette*.

Le besoin de calcaire chez les animaux dont l'organisation exige une certaine quantité de sels de chaux est tellement impérieux qu'il modifie profondément les mœurs et le genre de vie de ces animaux. On a maintes fois observé que dans les mares des terrains siliceux les Lymnées ont des coquilles couvertes d'érosions et très irrégulières. Cela tient à ce que ces animaux se multipliant rapidement et la quantité des sels de chaux étant limitée la *faim de calcaire* les presse et les pousse à se ronger réciproquement la coquille. On a signalé le même fait sur des *Helix* tenus en captivité. Les perforations de certains Oursins (*Toxopneustes lividus*) en quelques points du littoral, tandis que les mêmes espèces vivent ailleurs à découvert n'ont peut-être pas une autre cause. Pour les Echinodermes comme pour les Gastéropodes, le calcaire absorbé est d'abord mis en réserve sous forme de phosphate de chaux soit dans les glandes génitales (Oursins) ⁽¹⁾, soit dans le foie (*Helix*) et utilisé ensuite sous forme de carbonate pour la fabrication du test.

(1) A. GIARD, Sur une fonction nouvelle des glandes génitales des Oursins (*Compt. rend. Acad. Sc.*, t. LXXXV, p. 858, séance du 5 novembre 1877).



BIBLIOGRAPHIE

05. HÉLOT. — Notes historiques sur la fièvre typhoïde et les Huîtres (*Revue médicale de Normandie*, 10 février 1905).
93. BASHFORD DEAN. — Report on the European methods of Oyster-Culture. (*Bulletin of the U. S. Fish Commission* for 1891-1893, p. 400).
94. HERDMAN (W.-A.). — Upon the Methods of Oyster and Mussel-Culture in use on the West Coast of France (*Report for 1893 of the Lancashire sea Fisheries Laboratory, Liverpool* 1894, p. 41-79).
94. HOEK (P.-P.-C.) et HUBRECHT (A.-A.-W.) — *Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging*. Supplement Deel I bevattende Het verslag omtrent Onderzoekingen of de Oester en de Oestercultuur betrekking hebbende. Leiden 1883-1884.

Ce mémoire renferme (p. 22-112) une excellente bibliographie de tous les travaux anciens et modernes relatifs aux Huîtres et à l'Ostréiculture. Il est demeuré malheureusement inconnu de la plupart de ceux qui, en France, se sont occupés de ce sujet.

02. HOEK (P.-P.-C.). — Rapport over de oorzaken van den achteruitgang in hoedanigheid van de Zeeuwsche oester (*Mitgegeven door het Ministerie van Waterstaat, Handel en Nijverheid*, S. Gravenhage 1902).
00. MOSNY (E.). — Des maladies provoquées par l'ingestion des Mollusques. Etude sur la salubrité des établissements ostréicoles (*Revue d'hygiène*, décembre 1899, janvier, février et mars 1900).

Ce travail renferme, p. 50-51 et p. 159-160, d'excellents index bibliographiques auxquels devront se reporter tous ceux qui s'intéressent à la question de la nocivité des Huîtres et de la salubrité des établissements ostréicoles.

04. MOSNY (E.). — La nocivité des Huîtres et l'insalubrité des établissements ostréicoles (*Annales d'hygiène publique et de médecine légale*, novembre 1904).





RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LA RESPIRATION AQUATIQUE

II

LA RESPIRATION DES POISSONS MARINS DANS SES RAPPORTS AVEC LA CAPTIVITÉ ET LA PISCICULTURE (1)

PAR

LE D^r JEAN-PAUL BOUNHIOL

CHARGÉ D'UN COURS DE ZOOLOGIE AGRICOLE A L'ÉCOLE SUPÉRIEURE DES SCIENCES D'ALGER

(Planche V).

D'une manière générale, on sait aujourd'hui *comment* respirent les Poissons; on a des notions précises sur l'anatomie et les fonctions des divers organes respiratoires de ces animaux.

Le rôle des branchies, de la vessie natatoire, des téguments et même de l'intestin, dans quelques cas particuliers, ont été minutieusement étudiés. Mais on ne sait que très vaguement et pour un petit nombre d'entre eux — placés dans des conditions le plus souvent mal définies et non comparables — *combien* ils respirent.

L'application à l'étude des phénomènes physiologiques de la méthode des mesures expérimentales, toutes les fois que ces phénomènes sont susceptibles d'être mesurés quantitativement, donne des résultats remarquables et féconds.

Les échanges respiratoires en milieu aquatique peuvent être

(1) Voir J.-P. BOUNHIOL, Régime respiratoire des Poissons marins vivant en captivité (*Ass. Fr. p. l'Av. des Sc.*, Congrès d'Angers, 1903, p. 813).

facilement mesurés au moyen d'appareils et de dispositifs que j'ai été amené à imaginer ou à modifier au cours de recherches antérieures.

J'ai montré déjà, dans un précédent travail, de quel jour nouveau les mesures respiratoires éclairaient l'histoire de la Respiration chez les Annélides.

L'étude quantitative et comparative de la Respiration aquatique est presque tout entière à faire. Quand les mesures respiratoires seront assez nombreuses, elles mettront certainement en évidence quantité de faits nouveaux et intéressants, tant au point de vue de la Physiologie particulière de chaque groupe qu'à celui de la Biologie générale.

Mes recherches ont porté, cette fois, sur les Poissons marins. J'avais été frappé de la manière extraordinairement différente dont se comportent, dans les mêmes conditions, certains Poissons marins par rapport à leurs frères d'eau douce, appartenant à la même famille, quelquefois à la même espèce. En particulier, la facilité avec laquelle ces derniers animaux vivent, se développent et se reproduisent en captivité; leur culture artificielle commode et productive m'avaient paru contraster inexplicablement avec les difficultés considérables, encore incomplètement résolues, de la pisciculture marine. Le premier venu peut faire éclore artificiellement des œufs de Carpe dans de simples assiettes, élever les alevins dans des récipients quelconques, et il a fallu de longues années de tâtonnements pénibles et coûteux pour obtenir, en aquarium, le développement du Cotte, de la Plie ou de la Blennie.

Le problème de la pisciculture marine est certainement très complexe, mais son importance pratique est considérable et justifie la ténacité avec laquelle, en Europe et en Amérique, on poursuit sa solution.

Je me suis efforcé d'analyser, à mon tour, la question et d'en dégager quelques éléments nouveaux, capables d'en faciliter et d'en hâter la solution.

Parmi toutes les conditions physiologiques qu'il est nécessaire d'y envisager, les conditions respiratoires m'ont paru particulièrement mal déterminées, et j'ai été conduit à appliquer à leur détermination la méthode des mesures directes.

Grâce à une subvention de l'Association française pour l'avancement des Sciences, que je suis heureux de remercier ici, grâce

aussi à de gros sacrifices personnels, j'ai pu aller faire toute une série d'expériences au laboratoire de pisciculture annexé au Laboratoire maritime du Muséum, à St-Vaast-la-Hougue. L'éminent directeur du Muséum, M. EDMOND PERRIER, l'un de mes maîtres, a bien voulu mettre à ma disposition, très aimablement, les appareils dont j'avais besoin, et faciliter ainsi grandement mon travail. Je lui adresse, une fois de plus, mes plus vifs remerciements.

Un autre de mes maîtres les plus aimés, M. ALFRED GIARD, membre de l'Institut et Professeur à la Sorbonne, a bien voulu accueillir ce mémoire dans le *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, sans m'imposer l'attente habituelle, quasi obligatoire. Je lui en exprime toute ma gratitude et le prie de croire à tout mon dévouement.

Pendant mon séjour au Laboratoire, comme au cours des précédents séjours que j'y ai faits, j'ai trouvé en M. MALARD une grande obligeance qui m'a permis de faire, en un temps relativement court, un grand nombre d'expériences.

Avant d'entrer dans le détail de ces recherches, je vais résumer rapidement les notions actuellement acquises sur la respiration des Poissons.

PREMIÈRE PARTIE

I. — HISTORIQUE.

Les expérimentateurs qui se sont occupés de la Respiration des Poissons sont relativement peu nombreux. Quelques-uns ont envisagé seulement le mécanisme respiratoire de ces animaux ; d'autres ont étudié l'influence isolée d'une cause perturbatrice, — accumulation de CO^2 , hautes pressions, etc. (9, 10 et 11) — et ont fait de leurs expériences de véritables cas pathologiques, artificiellement créés ; d'autres, enfin, se sont appliqués à mesurer les échanges respiratoires normaux de Poissons marins et d'eau douce. Je dirai quelques mots de ces derniers seuls, et j'examinerai si leurs travaux ont abouti à des résultats précis et définitifs.

GRÉHANT (8) a le très grand mérite d'avoir introduit la pompe à mercure dans les laboratoires de Physiologie ; il l'utilise pour extraire complètement les gaz de l'eau, milieu respiratoire des Poissons. Mais ses expériences se font en atmosphère liquide confinée ; il trouve que les Poissons excrètent plus d'anhydride carbonique qu'ils n'absorbent d'oxygène, c'est-à-dire que leur quotient respiratoire $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ est plus grand que l'unité. C'est là, encore, un cas pathologique et non point le cas respiratoire normal. Il opère sur un milieu asphyxique et il n'est pas étonnant que ses animaux, malades, dont la respiration est gravement perturbée, réagissent anormalement.

QUINQUAUD (12^{bis}) entreprend d'autres expériences dont il publie les conclusions sous le nom de lois. Malgré ce titre ambitieux, elles n'apportent aucun éclaircissement à la question. QUINQUAUD opère, du reste, lui aussi, en milieu confiné.

Les seules mesures respiratoires précises, dignes d'être men-

tionnées, sont faites, en 1877, par JOLYET et REGNARD. J'ai dit ailleurs (95) les inconvénients des dispositifs compliqués de ces auteurs. Je me bornerai aujourd'hui à envisager les résultats obtenus.

JOLYET et REGNARD ont expérimenté sur un certain nombre d'animaux très variés, parmi lesquels quelques espèces de Poissons marins et d'eau douce. Ils ont montré que l'activité respiratoire de ces animaux variait en raison inverse de la taille et, par conséquent, de l'âge, pour une espèce donnée; ils ont étudié les variations de cette activité avec la température, la pression, l'état de digestion ou de jeûne, l'état d'activité musculaire plus ou moins grand. Mais, pour une espèce donnée, l'étude des variations dues à l'âge, depuis l'œuf jusqu'à l'âge représenté par la taille maxima, n'a pas été faite.

Pour les espèces comestibles, tout au moins, il serait cependant très important de connaître les besoins respiratoires des animaux, à chaque instant de leur existence.

Les auteurs n'ont pas, en outre, tiré de leur travail toutes les conclusions qu'il comportait. Je montrerai plus loin qu'ils ont laissé échapper un fait capital qui se dégage nettement de leurs propres mesures et que toutes mes déterminations personnelles ont constamment et rigoureusement confirmé.

Ainsi qu'on le voit, les mesures respiratoires précises, actuellement faites sur les Poissons, ne concernent qu'un nombre restreint d'espèces, sont peu nombreuses pour une même espèce et laissent encore bien incomplète l'histoire respiratoire de ces animaux.

J'ai voulu ajouter d'autres mesures à ces mesures déjà faites. Je me suis demandé si les conditions ordinaires de la captivité n'influaient point l'activité respiratoire des Poissons, s'il n'y avait point là quelque perturbation insoupçonnée, pouvant présenter une relation avec les insuccès nombreux des méthodes empiriques de la pisciculture marine.

II. — APPAREILS DE MESURE.

Pour mesurer les échanges respiratoires en milieu aquatique, j'ai utilisé une méthode basée sur le même principe que celle de JOLYET et REGNARD. Elle consiste à maintenir le milieu aquatique toujours identique à lui-même pendant l'expérience, c'est-à-dire à enlever l'anhydride carbonique au fur et à mesure de sa production, à lui restituer l'oxygène au fur et à mesure de sa consommation par les animaux. De cette manière, l'écueil des premiers expérimentateurs, le milieu anormal et rapidement asphyxique, se trouve évité. Si, en outre, les autres conditions physiques sont maintenues normales, on peut admettre que le milieu expérimental ainsi offert aux animaux reste, pendant la durée des expériences, très semblable au milieu habituel dans lequel ils vivent.

Pour réaliser ces conditions, je me suis servi d'un dispositif plus commode et plus simple que celui de JOLYET et REGNARD. Il permet d'ailleurs, comme ce dernier, de mesurer à la fois l'anhydride carbonique excrété et l'oxygène consommé et avec une précision tout aussi grande.

Ce dispositif, imaginé et expérimenté en collaboration avec M. A. FOIX (100), a reçu depuis quelques modifications de détail au cours de mes expériences. L'appareil, tel qu'il a servi dans ces recherches, et qu'on peut facilement reproduire et monter partout, est ainsi composé (Pl. V).

Un récipient C de dimensions appropriées au nombre et à la taille des animaux à étudier, mais de section toujours très large, est rempli d'un volume d'eau connu. L'ouverture est fermée par une broche de liège soigneusement paraffinée sur les deux faces et lutée à chaud au mélange gutta-percha-paraffine. Elle est traversée par un thermomètre T et par 4 tubes c_1 , c_2 , c_3 , c_4 .

Le premier c_1 amène l'air mis en mouvement par la pompe AB. Son extrémité inférieure porte un ajutage bifurqué ou trifurqué dont chaque branche recourbée se termine par une dilatation. Celle-ci est fermée par une toile de soie de tamis retenue par un fil passé autour d'un léger rebord. Cette disposition permet de diviser, pour ainsi dire autant qu'on le veut, l'air qui traverse la masse liquide.

Le deuxième tube c_2 fait communiquer l'atmosphère située au-

dessus de la surface libre du liquide dans le récipient C avec un régulateur de pression DD'.

Le troisième c_3 conduit l'air, à sa sortie de l'eau, dans une éprouvette desséchante G, puis dans une série de tubes absorbants dont elle est séparée par une soupape K à acide sulfurique. Ces tubes contiennent de la ponce imbibée d'une solution concentrée de potasse caustique, des cristaux de baryte humide; puis, viennent des tubes à ponce sulfurique et à chlorure de calcium ou à potasse fondue, pour retenir l'eau que le courant gazeux sec a entraînée en passant sur les tubes précédents. La soupape K est destinée à empêcher le reflux de l'air des tubes absorbants vers l'éprouvette desséchante.

Les tubes absorbants et la soupape sont tarés, autant que possible tous ensemble, sur une balance aperiodique d'assez grandes dimensions. L'augmentation de poids du système pendant une opération représente le poids d'anhydride carbonique abandonné par l'air circulant dans l'appareil. À la sortie des tubes absorbants, l'air revient à la pompe AB qui le renvoie dans le récipient C et ainsi de suite.

Le quatrième tube c_4 , légèrement effilé à son extrémité, plonge de un millimètre dans l'eau du récipient et est en relation avec un tube gradué E plein d'oxygène; plongeant dans l'eau et pouvant être mis en communication par le robinet R à trois voies avec un gazomètre à oxygène pur.

L'oxygène arrive automatiquement, par petites bulles successives, dans le récipient C toutes les fois que la pression tend à baisser par suite de la consommation respiratoire des animaux. Suivant les cas, le tube E peut être muni d'un renflement jaugé, intercalé dans la graduation (E_1). Au fur et à mesure du passage de l'oxygène en C l'eau monte dans le tube E. L'égalité des niveaux à l'intérieur et à l'extérieur du tube est assurée par un écoulement d'eau qui arrive goutte à goutte dans le vase qui le contient, par une pointe de verre très effilée v .

Quand la durée d'une expérience nécessite deux ou plusieurs remplissages successifs de ce tube gradué, il suffit, par la manœuvre des robinets R et R' de le remplir de nouveau en versant une solution de potasse dans le gazomètre F sans rien démonter. On siphonne l'eau du manchon M et l'égalité des niveaux en h et h' permettra de connaître le volume ainsi réintroduit à la pression extérieure H et à la température ambiante t . Le remplissage effectué,

le robinet R' est fermé, le robinet R est remis dans la position r et l'expérience peut continuer sans interruption.

L'appareil réalise, ainsi qu'on le voit, un circuit fermé, contenant une masse déterminée d'air pouvant circuler d'une manière indéfinie, à la même pression. Cet air traverse l'eau où respirent les animaux, entraîne l'anhydride carbonique excrété qu'il abandonne dans les tubes absorbants, et redissout de l'oxygène dans l'eau au fur et à mesure qu'il est consommé. L'abaissement de pression et l'appauvrissement en oxygène de l'atmosphère circulante sont incessamment compensés par l'arrivée de quantités équivalentes d'oxygène pur du tube gradué. Cet oxygène est obtenu très simplement par la décomposition du chlorate de potassium pur.

Il me reste à dire comment l'air est mis en mouvement dans le circuit. J'ai évité les moteurs hydrauliques nécessitant une pression d'eau qu'on peut ne pas avoir toujours à sa disposition. J'ai évité également les moteurs métalliques d'horlogerie ou à gaz variés, ainsi que les pompes métalliques ou en caoutchouc qui auraient introduit dans mon circuit des surfaces facilement oxydables (métaux, corps gras, etc.).

J'ai utilisé une pompe à piston de mercure, aspirante et foulante, sans soupapes et sans joints, actionnée par un simple écoulement d'eau à travers un siphon intermittent. Le circuit est entièrement en verre et le piston de mercure de la pompe est lui-même protégé contre toute oxydation par une couche mince d'acide sulfurique.

Deux flacons A et B de dimension convenable, variable, d'ailleurs, suivant les cas, sont en communication par une tubulure inférieure et contiennent du mercure. Dans le flacon A un tube coudé t amène l'eau d'une source ou d'un réservoir quelconque, simplement astreint à cette condition d'être placé au-dessus du siphon $a_1 a_3$. L'orifice supérieur de A est fermé par un bouchon portant le siphon $a_1 a_3$ et un tube a_2 permettant la rentrée de l'air dans ce siphon à chaque désamorçage. L'eau qui arrive en t monte peu à peu dans la branche ascendante a_1 du siphon qui s'amorce spontanément quand elle est remplie.

Le débit du siphon étant beaucoup plus considérable que le débit de l'écoulement en t , il se vide assez rapidement et l'air arrivant par le tube a_2 le désamorce. L'extrémité de ce tube est munie d'une pointe effilée de longueur appropriée, opposant une résistance plus ou moins grande à la rentrée de l'air et, par conséquent,

réglant la durée de fonctionnement du siphon. Puis, le remplissage recommence.

Pour éviter le désamorçage spontané avec écoulement continu par le siphon, dans les cas de débit très faible par le tube t , le tube de descente a_3 doit avoir un diamètre plus faible que le tube d'ascension a_1 .

Pendant que l'eau monte dans le siphon, le mercure descend dans le flacon A, monte dans le flacon B et refoule l'air, situé au-dessus de lui, dans l'eau du récipient C par le tube b_1 . Quand le siphon amorcé se vide, le mercure de A remonte, celui de B redescend et l'air du circuit est aspiré par le tube b_2 . Le temps mis par l'eau pour remplir la branche ascendante du siphon — temps qu'on peut faire varier à volonté en réglant l'arrivée de l'eau en t — représente la durée du refoulement de l'air contenu dans le corps de pompe B; le temps pendant lequel l'écoulement se fait par le tube a_3 est celui que met le mercure à effectuer l'oscillation inverse, c'est-à-dire le temps que dure l'aspiration en B. Ce temps peut être également modifié dans de grandes limites.

Dans le flacon B, le tube de refoulement b_1 dépasse le bouchon de quelques millimètres; l'extrémité du tube d'aspiration b_2 est tangente à la surface de l'acide sulfurique dans la position d'équilibre du système. La circulation de l'air se fait toujours dans le même sens et les colonnes liquides alternativement soulevées en b_2 pendant le refoulement, en c_1 pendant l'aspiration, fonctionnent comme des soupapes parfaites.

L'air qui arrive dans l'eau où vivent les animaux est sec et je m'étais demandé s'il ne pouvait pas entraîner une quantité d'eau notable, ce qui, dans le cas de l'eau de mer, aurait eu pour effet de concentrer celle-ci. Après vérification, au moyen d'un tube desséchant taré placé sur le tube c_3 , cette quantité d'eau entraînée n'a pas dépassé en moyenne 0 gr. 75 à 0 gr. 85 par 24 heures. Je l'ai jugée négligeable par rapport à la masse d'eau du récipient (de 4 à 12 litres et plus). Si on voulait absolument empêcher ce départ d'eau, il suffirait de placer sur le trajet b_1 c_1 un tube à ponce imbibée d'eau distillée.

Les barboteurs à liquides ont été évités le plus possible sur tout le circuit pour permettre à la masse totale d'air qui s'y trouve enfermée de se mettre facilement et rapidement en équilibre dès qu'on arrête le jeu de la pompe.

Le régulateur de pression DD' a pour effet de maintenir l'air du récipient C à une pression très sensiblement constante. Au moment du refoulement, l'air du corps du pompe B passe dans le récipient C où la pression aurait évidemment une tendance à augmenter ; cet air, au lieu de s'accumuler au-dessus de la surface libre du liquide, va déprimer le liquide contenu en D, jusqu'à ce que le volume de la dépression représente sensiblement l'excès de volume introduit. Si les récipients communicants D et D' sont de section assez grande, l'accroissement de volume du système C et D ainsi offert à l'air refoulé par la pompe, pourra ne déterminer qu'une différence de niveau entre D et D' aussi petite que l'on voudra. La pression de l'air en D et par suite en C pourra être aussi voisine que l'on voudra de la pression en D', c'est-à-dire de la pression atmosphérique extérieure.

Un tube latéral de petite section d , en communication avec le vase D' et juxtaposé au vase D, permettra de repérer avec une précision suffisante les niveaux du liquide. La surface libre de l'eau en D' est recouverte d'une mince couche d'huile pour empêcher son évaporation, au cours d'une longue expérience.

Pendant le refoulement, la pression de l'air en C est donc maintenue sensiblement constante. Pendant l'aspiration le liquide en D remonte de la petite quantité dont il avait baissé et aucune perturbation ne se produit.

Les robinets de l'appareil sont soigneusement graissés ; les bouchons et les joints de caoutchouc épais et neufs sont lutés avec le mastic paraffine-gutta-percha, au moyen d'un petit fer à souder chaud. On vérifie, du reste, chaque fois, la parfaite étanchéité de tout le circuit.

On mesure préalablement le volume total de l'air enfermé dans l'appareil. Pour cela on mesure d'abord, par la méthode du volumétre, le volume total de l'appareil monté et fermé, sans liquides.

Ce volume n'est remesuré que lorsqu'on change la pompe ou les tubes absorbants, ou le récipient C. On retranche ensuite les volumes des divers liquides qu'on y introduit : eau, acide sulfurique, et le volume des animaux soumis à l'expérience.

Pour faire une mesure, on note la température et la pression au moment de la fermeture définitive de l'appareil et on fait arriver l'eau en t . Il est complètement inutile d'avoir une grande pression d'eau, l'écoulement nécessaire est, d'ailleurs, très faible ; l'eau doit

couler goutte à goutte et la dépense est insignifiante, même pour des expériences de très longue durée.

On a fait une analyse des gaz de l'eau, extraits par la pompe à mercure, avant d'introduire les animaux, ainsi qu'une analyse de l'air de l'appareil, au moyen de l'excellent instrument de BONNIER et MANGIN, ou par tout autre procédé. A la fin de l'expérience, on note de nouveau la température et la pression, on refait les mêmes analyses et on n'a plus qu'à effectuer, sur les volumes gazeux ainsi obtenus, les corrections nécessaires, s'il y a lieu.

Les tubes absorbants, tarés avant et après, fournissent, en poids, la presque totalité de l'anhydride carbonique. Dans une même série d'expériences, j'ajoute que les analyses des gaz de l'eau et de l'air intérieur peuvent être facilement évitées. Par la vitesse d'écoulement en t , la hauteur et le diamètre du siphon, la section des flacons A et B, il est possible en effet, après quelques tâtonnements, de réaliser une série de réglages très sensibles et très précis, correspondant à tous les régimes possibles et, en particulier, au régime caractérisé, dans chaque cas respiratoire, par la constance de la composition des gaz de l'eau du récipient et de l'atmosphère du circuit. Une fois ce réglage obtenu, les analyses de l'air et de l'eau après l'expérience deviennent inutiles pour toutes les opérations effectuées dans les mêmes conditions.

Le milieu respiratoire conserve ainsi sa composition normale ; le régulateur oscillant maintient la pression de l'air constante au-dessus de lui ; si les conditions physiques de température, d'éclairement, etc., sont semblables aux conditions naturelles, on voit qu'il est possible de conclure que les animaux en expérience respirent normalement, au moins pendant un certain temps. Ce temps est d'ailleurs de l'ordre — et au-delà — de celui que durent les plus longues expériences.

J'ajouterai enfin que cet appareil, facile à modifier et à régler, capable de réaliser tous les régimes de circulation d'air, rend possible, par cela même, la reproduction expérimentale de tous les cas de respiration anormale et d'asphyxie partielle, pour les divers animaux. La vitesse moyenne de l'air circulant est toujours facile à établir pour chaque cas, d'après le nombre des coups de piston dans un temps donné et la capacité du corps de pompe employé B.

III. — *RESPIRATION COMPARÉE*
DES POISSONS D'EAU DOUCE ET DES POISSONS MARINS.

Les expériences dont on va lire le compte-rendu ont été faites, en juin-juillet 1903, au laboratoire de pisciculture de Tatihou. La température, sensiblement la même pour toutes, a peu oscillé autour de 18°,5. Les conditions de pression et de lumière étaient également semblables dans tous les cas. La durée des mesures était de 24 heures environ.

Quand j'opérais sur des animaux vivant en captivité depuis un certain temps, je faisais une analyse préalable des gaz de l'eau du bac où ils se trouvaient. L'appareil décrit plus haut était, après quelques tâtonnements, réglé de telle sorte que l'oxygénation de l'eau du bocal à expériences fut maintenue précisément égale à l'oxygénation de l'eau dans laquelle vivait l'animal captif. J'opérais ainsi dans les conditions mêmes de la captivité, pour chaque cas particulier.

L'anhydride carbonique était mesuré par l'augmentation de poids des tubes absorbants et par l'analyse des gaz de l'eau après l'expérience. La somme des chiffres obtenus, exprimée en volume, était ramenée à 0° et à 760.

L'oxygène absorbé était mesuré directement dans l'éprouvette graduée avec, comme correctif, l'analyse de l'air et des gaz de l'eau après l'expérience. Le volume obtenu était également ramené à 0° et à 760.

J'ai pris, comme mesure de l'activité respiratoire des animaux, à la fois l'anhydride carbonique excrété par gramme-heure et l'oxygène consommé dans les mêmes conditions. Les variations du quotient respiratoire ont été également enregistrées.

Avant de donner les résultats relatifs à l'étude des Poissons captifs, je vais transcrire quelques mesures faites sur des animaux fraîchement capturés, expérimentés en milieu normal. Je rapprocherai dans un même tableau ces mesures de celles qu'ont obtenues JOLYET et REGNARD.

TABLEAU A
Activité respiratoire
de quelques Poissons marins en milieu normal

ESPÈCES	POIDS en grammes	CO ² par gramme- heure en cent. cubes à 0° et 760	Oxygène par gramme- heure en cent. cubes à 0° et 760	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$	AUTEURS
Squale roussette (<i>Scylliorhinus stellaris</i> L.).....	140	0,0462	0,0545	0,83	JOLYET et REGNARD.
id.	685	0,0666	0,0875	0,76	J.-P. BOUNHIOL.
Syngnathes (<i>Syngnathus acus</i> L.).....	10,4	0,0770	0,0899	0,85	JOLYET et REGNARD.
id.	7	0,4536	0,1946	0,79	J.-P. BOUNHIOL.
Congre (<i>Conger niger</i> RISSO)	545	0,0430	0,0598	0,72	JOLYET et REGNARD.
id.	148,3	0,0505	0,0755	0,67	JOLYET et REGNARD.
id.	160	0,0560	0,0728	0,77	J.-P. BOUNHIOL.
id.	80	0,0743	0,0976	0,76	J.-P. BOUNHIOL.
Anguille (<i>Anguilla vulgaris</i> TURR.).....	112,5	0,0288	0,0480	0,60	JOLYET et REGNARD.
id.	51,25	0,0319	0,0405	0,79	J.-P. BOUNHIOL.
id.	21	0,0710	0,0911	0,78	J.-P. BOUNHIOL.
Turbot (<i>Bothus maximus</i> L.)	320	0,0480	0,0800	0,60	JOLYET et REGNARD.
Sole (<i>Solea vulgaris</i> QUEN-SEL.).....	185	0,0595	0,0735	0,81	JOLYET et REGNARD.
Barbue (<i>Bothus rhombus</i> L.)	145	0,0627	0,0910	0,69	JOLYET et REGNARD.
id.	50	0,0912	0,1342	0,68	JOLYET et REGNARD.
Sole (<i>Solea vulgaris</i> QUEN-SEL.).....	80	0,0902	0,1347	0,68	J.-P. BOUNHIOL.
id.	46	0,1068	0,1526	0,70	J.-P. BOUNHIOL.
Plie (<i>Platessa vulgaris</i> FLEM-MING).....	37	0,0896	0,1400	0,64	J.-P. BOUNHIOL.
Brème (<i>Cantharus lineatus</i> MONT.).....	407	0,1308	0,1791	0,73	J.-P. BOUNHIOL.
Colin (<i>Merlangus pollachius</i> L.).....	155	0,1465	0,1979	0,74	J.-P. BOUNHIOL.
Mulet (<i>Mullus barbatus</i> L.)	390	0,1470	0,1710	0,86	JOLYET et REGNARD.
id.	28	0,1100	0,1340	0,81	JOLYET et REGNARD.
Grondin (<i>Trigla hirundo</i> BL.).....	350	0,0670	0,0945	0,71	JOLYET et REGNARD.
Dorade (<i>Sparus auratus</i> L.)	78,3	0,0908	0,1420	0,64	JOLYET et REGNARD.
Cotte (<i>Cottus scorpius</i> L.)..	12,3	0,1632	0,1920	0,85	JOLYET et REGNARD.
Labre (<i>Labrus bergylla</i> ASCANI'S).....	57	0,1477	0,1915	0,78	J.-P. BOUNHIOL.
Blennie (<i>Blennius pholis</i> L.)	13,5	0,1890	0,2345	0,86	J.-P. BOUNHIOL.
id.	8,5	0,2104	0,2447	0,86	J.-P. BOUNHIOL.
Vive (<i>Trachinus vipera</i> CUV. et VAL.).....	10,3	0,1678	0,1998	0,84	J.-P. BOUNHIOL.

A la simple lecture de ce tableau, il apparaît immédiatement que, pour une même espèce, des individus de poids semblable accusent, dans mes expériences — et d'une manière très constante — une activité respiratoire plus élevée que celle indiquée par JOLYET et REGNARD.

L'excrétion carbonique, aussi bien que la consommation d'oxygène sont plus grandes. De plus, et toujours d'une manière très générale, les quotients respiratoires que j'ai trouvés dans les divers cas sont plus faibles que ceux de ces auteurs.

Ces différences s'expliquent très bien. D'une part la température moyenne de mes expériences (17° — 20°) est légèrement plus élevée que la température moyenne des expériences de JOLYET et REGNARD (14° — 19°). D'autre part et surtout, ces auteurs ont opéré avec de l'eau imparfaitement aérée et leurs expériences n'ont duré que pendant un temps relativement court.

Dans leur mémoire (13) ces savants indiquent, du reste parfaitement, cette perturbation introduite dans leurs expériences et que leur scrupuleux souci de l'exactitude ne put pas éviter. Leurs recherches sur les Poissons marins furent faites à Concarneau, dans des conditions moins parfaites que celles où ils firent des recherches parallèles sur les Poissons d'eau douce, à Arcachon. Le moteur hydraulique dont ils s'étaient servis primitivement ne put être utilisé à Concarneau, faute d'une pression d'eau suffisante. Ils le remplacèrent par un moteur d'horlogerie plus faible et ne pouvant marcher que pendant un temps beaucoup plus court. De là cette double conséquence matérielle :

1^o Raccourcissement forcé de la durée des mesures ;

2^o Circulation d'air moins rapide, aération moins parfaite de l'eau, accumulation de CO_2 dissous et abaissement de la quantité d'oxygène contenue dans cette eau, à la fin des opérations. Les auteurs ajoutent que ces conditions nouvelles n'ont pas paru avoir de conséquences fâcheuses sur la respiration de leurs animaux.

J'ai opéré assez fréquemment sur les mêmes types, dans des conditions très approximativement semblables et mes résultats montrent parfaitement que les animaux de JOLYET et REGNARD ne respiraient

pas, malgré les apparences contraires, avec toute l'activité nécessaire. La diminution de l'oxygène dans l'eau avait eu pour effet :

1° De ralentir leur consommation oxygénée ;

2° D'augmenter leur excrétion carbonique, c'est-à-dire d'élever leur quotient respiratoire.

Par conséquent, ces animaux se trouvaient déjà dans une sorte de gêne respiratoire, d'asphyxie partielle, qui n'aurait probablement fait que s'accroître, si les expériences s'étaient prolongées plus longtemps dans ces conditions.

La difficulté d'installer partout et parfaitement les appareils de JOLYET et REGNARD, trop compliqués et peu transportables, est la principale critique que j'ai d'ailleurs adressée à ces auteurs, dans un précédent travail. Cette critique trouve ici un nouvel appui confirmatif.

Je n'insiste pas sur cette simple rectification de l'activité respiratoire des Poissons marins ; je ne dis rien non plus de l'influence de la taille et de l'âge, manifeste chez tous les types, et, d'ailleurs, déjà connue.

On voit, cependant, que cette activité est assez variable suivant les espèces. Très élevée chez les espèces de surface, chez les espèces très actives (Mulet, Brème, Colin, Labre, Cotte, Blennie, Vive), elle est beaucoup plus faible chez les Poissons de fond ou d'activité moindre (Pleuronectes, Syngnathe, etc.). Sauf pour les très petites espèces et les individus de petite taille, j'ai presque toujours trouvé le quotient respiratoire $\frac{CO_2}{O}$ assez peu élevé et inférieur à 0,8. Une partie relativement considérable de l'oxygène consommé par les animaux ne reparait donc pas dans la respiration sous forme d'anhydride carbonique.

Mais, comparons maintenant les échanges respiratoires des Poissons marins à ceux des Poissons d'eau douce. Un nouveau tableau, ne contenant que des individus de poids comparable, va nous permettre de mettre en évidence un fait important.

TABLEAU B
**Activité respiratoire comparée des Poissons marins
et des Poissons d'eau douce.**

ESPÈCES D'EAU DOUCE (JOLYET et REGNARD)	ESPÈCES MARINES		POIDS en grammes	CO ² par gr.-heure en c.cubes à 0° et 760 mm.	Oxygène par gr.-heure en c.cubes en c.cubes à 0° et 760 mm.	CO ² O
Tanche (<i>Tinca vulgaris</i>)			222,5	0,0367	0,0557	0,66
	Turbot.....		320	0,0480	0,0800	0,60
	Grondin.....		350	0,0670	0,0945	0,71
	Mulet.....		390	0,1470	0,1710	0,86
		Brème (<i>Cantharus lineatus</i> MONT.).	407	0,1308	0,1791	0,73
Cyprin doré (<i>Carassius auratus</i>)			130	0,0268	0,0392	0,68
	Congre.....		148,3	0,0505	0,0755	0,67
		Congre (<i>Conger niger</i> Risso)....	160	0,0560	0,0728	0,77
		Barbue (<i>Bothus rhombus</i> L.)...	145	0,0627	0,01910	0,69
		Colin (<i>Merlangus pollachius</i> L.)..	155	0,1465	0,1979	0,74
Cyprin doré (<i>Carassius auratus</i>)			82,5	0,0244	0,0360	0,67
		Congre (<i>Conger niger</i> Risso)...	80	0,0743	0,0976	0,76
		Sole (<i>Solea vulg.</i> QUENSEL).....	80	0,0902	0,01347	0,68
	Dorade (<i>Sparus auratus</i>).....		78,3	0,0908	0,01420	0,64
Cyprin doré (<i>Car. auratus</i>).....			39,5	0,0328	0,0410	0,80
		Plie (<i>Platessa vulgaris</i> FLEMING)	37	0,0896	0,1400	0,64
		Sole (<i>Solea vulgaris</i> L.).....	46	0,1068	0,1526	0,70
		Labre (<i>Labrus bergylta</i> ASC.)..	57	0,1477	0,1915	0,78
Vairon (<i>Phoxinus laevis</i>).....			4,84	0,1207	0,1400	0,86
		Syngnathe (<i>Syngnathus acus</i> L.).	7	0,1536	0,1946	0,79
		Cotte (<i>Cottus scorpius</i> L.).....	12,3	0,1632	0,1920	0,85
		Vive (<i>Trachinus vipera</i> C. et V.).	10,3	0,1678	0,1998	0,84
		Blennie (<i>Blennius pholis</i> L.).....	8,5	0,2104	0,2447	0,86

Tout d'abord, il est facile de se rendre compte que le quotient respiratoire des espèces d'eau douce diffère peu, à poids égal, de celui des espèces marines. Les variations observées sont peu accentuées si on compare le quotient des espèces d'eau douce, non pas à celui des animaux marins observés par JOLYET et REGNARD, mais à celui, rectifié, des individus que j'ai expérimentés. En général, ce quotient respiratoire est peu élevé pour les espèces marines ou d'eau douce, de taille importante ; il est plus élevé, atteint et dépasse 0,8 pour les individus d'eau douce ou marins de taille faible.

Ceci semble montrer que les échanges respiratoires chez les Poissons marins et les Poissons d'eau douce s'effectuent suivant la même loi, qu'une même proportion d'oxygène absorbé est employée à fabriquer une même proportion d'anhydride carbonique excrété.

Mais si, à ce point de vue, il existe une similitude complète dans la loi générale respiratoire, il n'en est pas de même de l'intensité de l'activité, de l'ordre de grandeur des échanges.

Un simple coup d'œil sur le tableau B suffit à démontrer que les Poissons marins, à poids égal, possèdent tous une respiration beaucoup plus intense que leurs congénères d'eau douce.

Que l'on prenne, pour mesure de l'activité respiratoire, l'oxygène consommé par gramme-heure ou bien l'anhydride carbonique excrété dans les mêmes conditions, on constate, chez tous les animaux actuellement étudiés, ce phénomène constant et capital d'une inégalité respiratoire quantitative entre les Poissons marins et les Poissons d'eau douce. Et cette inégalité n'est pas légère et douteuse, insignifiante et incertaine. Elle est considérable et capable de varier du simple au double, du simple au triple et même au quadruple.

C'est ainsi qu'une Tanche de 222 gr. 5 excrétant 0^c,0367 de CO² et absorbant 0,0557 d'oxygène par gramme-heure, une Brème de 407 gr. excrète 4 fois plus d'anhydride carbonique (0,1303) et absorbe trois fois plus d'oxygène (0,1791).

Un Cyprin doré de 130 gr. dégageant 0,0268 de CO² et consommant 0,0392 d'oxygène, un Congre de 160 gr. et une Barbus de 145 dégageant deux fois et deux fois et demie plus de CO² (0,0560 et 0,0627) et consomment deux et près de trois fois plus d'oxygène (0,0728 et 0,0910). Un Colin de 155 gr. dégage 5 fois plus de CO² (0,1465) et consomme 5 fois plus d'oxygène 0,1979.

La comparaison des autres séries du tableau est tout aussi instructive et je ne m'y attarderai pas.

Jusqu'ici, personne n'avait, à ma connaissance, indiqué ou soupçonné ce fait physiologique. Je n'en ai trouvé trace nulle part, et c'est d'autant plus étonnant que, déjà, les mesures de JOLYET et REGNARD suffisaient à le mettre en évidence.

Comparé à la Tanche dont les échanges respiratoires sont 0,0367 de CO^2 et 0,0577 d'oxygène, un Grondin de 350 gr. excrète 2 fois plus de CO^2 (0,0670) et absorbe une fois et demie plus d'oxygène 0,0945; et un Mulet de 390 gr. produit 3,7 fois plus de CO^2 et consomme trois fois plus d'oxygène (0,1710). La même conclusion se dégage de tous les autres résultats obtenus, en 1877, par JOLYET et REGNARD.

Ces savants publièrent les chiffres de leurs mesures tels qu'ils les enregistrèrent, sans les rendre comparables par leur réduction à l'unité de temps et à l'unité de poids des animaux. C'est évidemment l'omission de cette précaution qui permet de comprendre comment un phénomène aussi important et aussi général a pu leur échapper.

Du tableau précédent une double vérité expérimentale se dégage donc nettement :

1^o *Les Poissons marins et les Poissons d'eau douce possèdent un quotient respiratoire assez uniforme à poids égal.*

2^o *Les Poissons d'eau douce ont une activité respiratoire beaucoup plus faible que celle des Poissons marins. A poids égal, ils consomment moins d'oxygène et produisent moins d'anhydride carbonique; ce sont, par rapport aux types marins, des animaux à respiration ralentie.*

IV. — RESPIRATION DES POISSONS VIVANT ALTERNATIVEMENT EN EAU SALÉE ET EN EAU DOUCE.

Devant l'existence de phénomènes aussi nets, je me suis demandé comment se comportaient, au point de vue respiratoire, les Poissons capables de vivre alternativement dans l'eau salée et dans l'eau douce, dans la mer et dans les fleuves.

Les mœurs de ces animaux sont des plus curieuses. Tout le monde sait que l'Esturgeon abandonne la mer où il vit ordinairement pour remonter périodiquement les grands fleuves; que l'Anguille, habitant les eaux douces, courantes et stagnantes, en temps ordinaire, se rend à la mer en automne pour y frayer.

Les œufs éclosent et les embryons accomplissent les premiers stades de leur évolution en eau salée, puis, au printemps, les jeunes anguilles, grosses comme des fils, remontent les fleuves. Quelques rares individus adultes restent à la mer, sur le littoral; les autres regagnent les rivières et s'y dispersent jusqu'à l'automne suivant.

Le Saumon et la Truite, au contraire, naissent dans les eaux douces et s'y développent jusqu'à une certaine taille; ils descendent ensuite à la mer et remontent bientôt dans les rivières pour y frayer.

A côté de ces Poissons, dont le changement d'habitat est périodique et régulier, se trouvent d'autres espèces assez nombreuses, capables de vivre dans l'eau saumâtre, dans l'eau douce ou dans l'eau salée suivant les circonstances et sans aucun caractère de régularité (Alose, Epinoche, Cotte). Pour les premiers comme pour les seconds, le mécanisme de ces adaptations successives est le même, mais il a été très peu étudié expérimentalement.

Des observations assez nombreuses montrent cependant que ces adaptations peuvent être brusques et rapides. Le Professeur A. GIARD, à Vimereux (79), a fait vivre des Epinoches (*Gasterosteus trachurus* Cuv. et Val.) pendant plus de 50 jours en les plaçant brusquement et alternativement 24 heures dans de l'eau douce et 24 heures dans de l'eau salée à la même température. Les animaux, bien nourris, n'ont pas été le moins du monde incommodés. Au bout de 50 jours on les a rejetés à la mer en parfait état.

Des expériences analogues furent tentées sur d'autres espèces (*Cottus scorpius* L., *Cottus bubalis* Euph.) qui vécurent pendant plusieurs jours dans des mélanges d'eau de mer et de $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$, $\frac{3}{4}$ d'eau douce; mais, chez ces animaux, les modifications trop rapides des échanges osmotiques tuèrent les cellules de l'épiderme qui se décolla sur des parties plus ou moins étendues.

Indépendamment des perturbations osmotiques, très bien supportées par les espèces capables de s'adapter rapidement à des changements de milieu, je me suis demandé s'il n'existait pas des perturbations respiratoires correspondantes.

A part deux déterminations de JOLYET et REGNARD sur la respiration de l'Anguille en eau douce, personne n'a essayé de mesurer l'activité respiratoire de ces types si intéressants.

Je m'étais proposé de faire à ce sujet de nombreuses mesures. Malheureusement, je n'ai pu faire à Tatihou que quelques expériences

sur l'Épinoche (*Gasterosteus marinus* CUV. et VAL.), en eau salée, et sur l'Anguille (*Anguilla vulgaris* TURT.) en eau salée et en eau douce. J'ai soumis ces animaux, dans l'eau de mer et dans l'eau douce, à des aérations variables de l'eau. L'aération normale est définie dans chaque cas par le taux de l'oxygénation de l'eau qui se maintient constant et égal au taux de l'oxygénation de l'eau de mer libre.

Voici, en y joignant ceux de JOLYET et REGNARD, les résultats que j'ai obtenus.

TABLEAU C

**Activité respiratoire des Poissons
vivant alternativement en eau douce et en eau salée.**

ESPÈCES	POIDS en grammes	DANS L'EAU DE MER			DANS L'EAU DOUCE			AUTEURS
		CO ² par gramme- heure	Oxyg. par gr.- heure	CO ² O	CO ² par gramme- heure	Oxyg. par gr.- heure	CO ² O	
Epinoche (<i>Gasterosteus marinus</i> C. et V.), aération normale de 125 ^{cc} d'air par minute (CO ² et O constants dans l'eau).....	5	0,2096	0,2672	0,80	—	—	—	BOUNHIOL
Epinoche (aération de 250 ^{cc} d'air par minute).	5	0,2103	0,2596	0,81	—	—	—	id.
Epinoche (aération de 80 ^{cc} d'air par minute).	5	0,1788	0,2180	0,82	—	—	—	id.
Anguille (<i>Anguilla vulgaris</i> TURT.).....	112,5	—	—	—	0,0288	0,0480	0,60	JOLYET et REGNARD
Anguille.....	51,25	—	—	—	0,0319	0,0405	0,79	
Anguille (aération nor- male de 100 ^{cc} par min.).	21	—	—	—	0,0710	0,0911	0,78	BOUNHIOL
Anguille (aération nor- male de 100 ^{cc} par min.).	21	0,0699	0,0886	0,78	—	—	—	id.
Anguille (aération de 300 ^{cc} par minute)....	21	—	—	—	0,0719	0,0921	0,779	id.
Anguille (aération de 300 ^{cc} par minute)....	21	0,0721	0,0928	0,778	—	—	—	id.
Anguille (aération de 60 ^{cc} par minute).....	21	—	—	—	0,0626	0,0794	0,786	id.
Anguille (aération de 60 ^{cc} par minute).....	21	0,0623	0,0800	0,78	—	—	—	id.

Ce tableau montre clairement que l'Anguille, en eau douce et en eau salée, présente la même activité respiratoire, *si le milieu se trouve également aéré*. Dans l'un et dans l'autre cas, si l'aération augmente, les échanges respiratoires ne sont que faiblement augmentés ; si l'aération diminue, au contraire, ces mêmes échanges sont notablement diminués.

J'ajoute que, dans ce cas, l'animal peut continuer à vivre dans de bonnes conditions et indéfiniment. Le *quotient respiratoire sensiblement constant* atteste, d'ailleurs, de la manière la plus évidente, cet état de santé de l'animal.

L'Épinoche que je n'ai expérimentée qu'en eau de mer accuse des variations semblables.

Ces animaux et probablement tous ceux qui, comme eux, peuvent vivre successivement dans des milieux différents et différemment aérés, paraissent donc posséder une *respiration variable, une sorte de plasticité respiratoire très grande ne s'accompagnant d'aucune perturbation organique*.

J'ai essayé, d'autre part, de soumettre les espèces marines du Tableau A à des expériences comparatives, en faisant varier l'aération de l'eau.

Avec une aération supérieure à la normale, l'activité respiratoire de ces animaux n'a pas sensiblement augmenté, et le quotient respiratoire s'est maintenu à peu près constant.

Avec une aération inférieure à la normale, au contraire, et pour une diminution du même ordre, le quotient respiratoire a augmenté brusquement, indice manifeste d'un état asphyxique survenu presque immédiatement.

Toutes les espèces marines étudiées ont manifesté, avec des différences légères, cette intolérance vis-à-vis des milieux asphyxiques. Quelques espèces la présentaient à un très haut degré (Brème, Colin, Vive, Labre, etc.), d'autres à un degré moindre (Squale-Roussette, Pleuronectes, Cotte). Les premières asphyxiaient rapidement en une demi-heure ou $\frac{3}{4}$ d'heure pour une chute de l'aération aux $\frac{3}{5}$ environ de l'aération normale dans chaque cas ; les secondes asphyxiaient également mais s'agitaient pendant un temps plus long, deux à trois heures.

Aucune n'a pu s'accommoder comme l'Épinoche et l'Anguille d'une insuffisance notable de l'entretien oxygéné de l'eau et lui

opposer une consommation moindre, c'est-à-dire une diminution correspondante de l'activité respiratoire.

Il y a donc des Poissons à respiration variable et d'autres à respiration à peu près constante. Plus exactement, on peut dire qu'il y a des Poissons dont l'activité respiratoire peut présenter, suivant les circonstances, des variations très étendues sans inconvénient pour leur vitalité et leur santé. Il y en a d'autres dont l'activité respiratoire n'est capable que de variations très restreintes.

Les mesures en milieu normal nous ont appris, d'autre part, que les Poissons d'eau douce respirent moins activement, toutes choses égales d'ailleurs, que les Poissons marins les plus voisins. Comment interpréter ces résultats? Quelle est leur signification biologique? C'est ce que je vais m'attacher à examiner maintenant.

V. — *RELATION ENTRE L'ACTIVITÉ RESPIRATOIRE DES POISSONS ET LES CONDITIONS D'OXYGÉNATION DU MILIEU AQUATIQUE.*

Pour faciliter la compréhension de ces phénomènes si intéressants et si peu étudiés, je rappellerai rapidement, en les précisant, quelles sont les conditions physiques de la respiration aquatique marine.

L'eau de mer, pour une latitude et une profondeur déterminées, peut être considérée comme un milieu chimique de composition sensiblement constante. Des animaux et des plantes vivent dans ce milieu et leur respiration tend à le modifier incessamment :

1° Par une consommation graduelle de l'oxygène dissous ;

2° Par un apport permanent d'anhydride carbonique qui transforme en bicarbonates une proportion toujours plus grande des carbonates neutres déjà existants.

Pour que l'eau marine puisse conserver une composition chimique toujours la même, il est nécessaire qu'un régime permanent s'établisse entre la consommation et la redissolution de l'oxygène d'une part, entre la production et la dissociation des bicarbonates d'autre part.

Je vais examiner dans quelles conditions ce double régime permanent peut s'établir dans l'eau de mer superficielle. Je considérerai comme constituant l'eau de surface, toute la couche liquide oscillant

sous l'influence des marées et brassée par les vagues. J'aborderai séparément le cas de l'oxygène et celui de l'anhydride carbonique.

a) Oxygène. — L'oxygène existe dans l'eau de mer à l'état de simple dissolution physique. La quantité de ce gaz qui s'y trouve à un moment donné est donc simplement régie par les lois connues de la dissolution et de la diffusion. Je négligerai volontairement dans ces brèves considérations la quantité d'oxygène fournie à l'eau de mer par les plantes vertes qui vivent sur les côtes dans la couche superficielle suffisamment éclairée (*Zostères*, Algues vertes, etc.). Cet apport d'oxygène est faible ; il ne saurait d'ailleurs exister que dans la zone littorale et il disparaît au large.

Dans l'établissement du régime permanent qui aboutit à maintenir constante une certaine quantité d'oxygène en dissolution, je n'envisagerai que deux facteurs principaux, sa consommation par les organismes vivants de tout ordre et sa redissolution aux dépens de l'air atmosphérique. Si, dans le même temps, la quantité consommée dépasse la quantité redissoute, le milieu s'appauvrit. Si l'inverse se produit, le milieu s'enrichit. Si ces deux quantités sont égales l'équilibre n'est pas troublé et l'oxygénation de l'eau reste constante.

Dans la nature, les deux premiers cas se réalisent rarement et toujours d'une manière transitoire. Le troisième cas, au contraire, est le cas normal.

La couche superficielle de la mer est en contact immédiat avec l'atmosphère et l'oxygène de celle-ci s'y dissout avec une vitesse qui varie avec la température, avec l'étendue de la surface de contact, avec la pression propre du gaz dans l'air et dans l'eau. Si on suppose invariables la température, la surface de contact, la pression de l'oxygène dans l'air, on voit que sa vitesse de dissolution sera réglée par l'abaissement de sa pression propre dans l'eau, par la pauvreté de cette eau, c'est-à-dire par la consommation respiratoire.

Supposons maintenant constantes la température, la pression aérienne de l'oxygène et la consommation respiratoire et faisons varier la surface de contact. La vitesse de dissolution variera comme cette surface et, pour une consommation déterminée, la seule surface libre de l'eau en équilibre pourra se trouver suffisante ou insuffisante pour assurer, dans le même temps, le remplacement de l'oxygène disparu, les autres facteurs ne changeant pas.

Dans la nature, le premier cas est celui des bassins, des lacs, des étangs, des eaux stagnantes et même celui des cours d'eau de faible pente et de faible vitesse ; c'est, d'une manière assez générale, celui du milieu aquatique d'eau douce. Ici, la surface libre suffit à alimenter la respiration des organismes qui y vivent.

Le second cas est réalisé par le milieu aquatique marin où la couche superficielle n'est jamais au repos. Les marées brassent cette couche, le vent et la vague la pulvérisent, y introduisent une véritable émulsion d'air et d'eau, multiplient et renouvellent à l'infini les surfaces de contact et permettent le remplacement rapide de la moindre quantité d'oxygène perdue par le liquide.

Il explique par ces différences pourquoi on trouve chez les animaux d'eau douce une activité respiratoire notablement inférieure à celle des animaux marins les plus voisins.

Il ne s'agit pas là d'une différence dans l'oxygénation à un moment donné. L'eau douce et l'eau de mer contiennent sensiblement la même quantité d'oxygène. Il s'agit simplement de la rapidité du renouvellement de l'oxygène consommé. Ce renouvellement n'est possible que lentement dans le premier cas ; il est, au contraire, possible rapidement dans le second.

Aucune mesure respiratoire n'a été faite sur les Truites qui vivent dans les cours d'eau de grande pente ou les torrents écumeux des régions montagneuses. Il est très probable que ces Poissons, vivant dans un milieu à oxygénation rapide, doivent posséder une activité respiratoire plus élevée que celle des autres Poissons d'eau douce, comparable à celle des Poissons marins. Il ne m'a pas été possible, malheureusement de faire moi-même des expériences sur ces animaux.

Un autre phénomène trouve également son explication dans l'inégale rapidité de la dissolution de l'oxygène dans l'eau immobile et dans l'eau aérée.

C'est l'impossibilité, à laquelle on s'est toujours heurté jusqu'ici, de conserver vivants en captivité les animaux pélagiques, les larves, les œufs flottants, et certains Poissons de surface (Sardine, Maquereau, etc...)

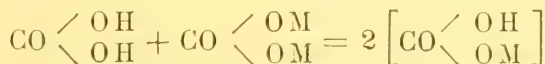
Tous ces organismes possèdent certainement une activité respiratoire considérable qui n'est possible que dans un milieu à renouvellement intense de l'oxygène dissous. Si on les transporte dans un milieu à renouvellement oxygéné très lent, la consommation dépasse

rapidement le remplacement. La teneur de l'eau en oxygène baisse et les animaux, très sensibles à cette asphyxie partielle, meurent.

Je suis arrivé, en utilisant les données fournies par la méthode des mesures respiratoires, à faire vivre, pour ainsi dire indéfiniment, tous les animaux aquatiques et pélagiques sur lesquels j'ai eu l'occasion d'expérimenter. Parmi eux se trouvaient un grand nombre de types qui n'avaient jamais pu être conservés et observés en captivité.

b) Anhydride carbonique. — L'anhydride carbonique n'existe pas dans l'eau de mer à l'état de simple dissolution. Il y existe entièrement à l'état combiné, sous forme de carbonates et de bicarbonates. La pompe à mercure, à froid, n'extraît point de gaz carbonique de l'eau de mer. Pour obtenir, par le vide, celui qui y existe à l'état de bicarbonates, il faut chauffer de manière à dissocier ceux-ci.

La proportion des bi-carbonates est variable, mais il est à remarquer que, dans l'eau de mer de surface, il n'existe jamais assez de CO^2 pour transformer tous les bicarbonates neutres en carbonates (DITMAR). La fixation de l'acide carbonique sur les carbonates se produit d'après la réaction simple suivante :



M étant un métal monovalent. Les équilibres relatifs à ces composés sont régis par les lois de la dissociation des bicarbonates et de la diffusion.

Comme précédemment pour l'oxygène, je ne considérerai, dans l'établissement du régime permanent relatif à l'anhydride carbonique, que sa production respiratoire par les organismes d'une part, et la dissociation des bicarbonates suivie de la diffusion dans l'atmosphère du CO^2 en provenant, d'autre part.

Je négligerai la consommation d'anhydride carbonique faite par les plantes vertes et par quelques animaux à certaines saisons de l'année dans l'eau superficielle. Je négligerai encore les faibles causes perturbatrices venant des couches profondes (fermentations diverses, volcans sous-marins).

La dissociation des bicarbonates dépend de la température. La diffusion de l'anhydride carbonique produit dépend, en outre, de la

tension propre de ce gaz dans l'air situé au-dessus de l'eau et de l'étendue de la surface diffusante de contact. Si donc, pour une température donnée, la tension de dissociation des bicarbonates de l'eau est supérieure à la tension propre de l'anhydride carbonique dans l'air, une dissociation se produira qui sera d'autant plus rapide que la surface de contact sera plus grande.

La production respiratoire de CO^2 reforme incessamment les bicarbonates dissociés, et si un obstacle s'oppose à la diffusion suffisamment rapide de l'anhydride carbonique de dissociation (surface de contact avec l'air trop réduite), l'apport sera plus grand que le départ et l'excès d'acide carbonique se combinera avec les carbonates neutres.

La proportion de bicarbonates ira graduellement croissant aux dépens des carbonates neutres progressivement transformés. Il pourra arriver même que tous les carbonates ayant été transformés en bicarbonates, l'anhydride carbonique respiratoire s'accumule dans l'eau à l'état de simple dissolution.

Ce cas ne se présente presque jamais dans la nature. Il existe toujours dans l'eau de mer, sous toutes les latitudes, surtout dans l'eau puisée à une faible profondeur, une certaine proportion de carbonates neutres, non transformés en bicarbonates, capable par conséquent d'absorber chimiquement le CO^2 respiratoire pendant un temps plus ou moins long.

Il est remarquable, d'ailleurs, de constater expérimentalement que la présence de l'acide carbonique dans l'eau ne commence à devenir une gêne pour la plupart des Poissons marins que lorsque les carbonates sont saturés et que le gaz commence à être retenu à l'état de dissolution. *Les bicarbonates sont biologiquement indifférents ; l'anhydride carbonique libre peut seul devenir nuisible ou toxique.*

Comme pour la dissolution de l'oxygène, on voit que le départ de l'anhydride carbonique sera d'autant plus rapide que la surface diffusante sera plus considérable. Mais la présence dans l'eau d'une certaine quantité de carbonates neutres, toujours disponibles, capables d'absorber chimiquement l'acide carbonique respiratoire et de le transformer en composés indifférents, rendra les animaux insensibles à une rétention momentanée, souvent fort longue, de ce composé dans l'eau. Et nous savons, au contraire, qu'ils sont très sensibles à un appauvrissement, même de peu de durée, de cette même eau en oxygène.

Ceci explique pourquoi les animaux marins sont, d'une manière très générale, beaucoup plus sensibles au manque d'oxygène qu'à l'accumulation de l'anhydride carbonique dans le milieu respiratoire; à tel point qu'on a pu dire, pour un certain nombre d'entre eux, que le facteur asphyxique unique, capable de déterminer la mort, était la privation, partielle ou totale, de l'oxygène.

Tout ce qui précède s'applique à l'eau de mer de surface. Les échanges gazeux entre les couches profondes et l'atmosphère ne peuvent pas s'effectuer directement. Ces échanges se produisent de proche en proche par simple diffusion, ascendante pour l'anhydride carbonique, descendante pour l'oxygène. Mais, si le mécanisme de ces échanges est le même, on comprend qu'ils soient, dans ce cas, incomparablement plus lents et moins complets. On comprend de la même manière que les eaux plus ou moins stagnantes ou peu agitées réalisent un cas analogue.

Il y a donc des milieux aquatiques très différents au point de vue respiratoire. Ces milieux peuvent être caractérisés par *la rapidité* plus ou moins grande avec laquelle ils peuvent absorber l'oxygène de l'atmosphère et y dégager leur anhydride carbonique.

Les uns (eau de mer superficielle, eau douce des torrents et des cours d'eau de grande pente et de faible profondeur) peuvent être le siège d'échanges gazeux rapides avec l'air.

Les autres au contraire (étangs, bassins, lacs, mares, cours d'eau profonds et de faible pente, eau de mer des couches profondes) ne peuvent être le siège de ces mêmes échanges que difficilement et lentement.

Et il est important de noter que des échantillons d'eau, puisés dans l'une ou l'autre catégorie de ces milieux et soumis à l'analyse, peuvent parfaitement accuser, accusent même très fréquemment la même teneur en oxygène dissous et en anhydride carbonique dissous ou combiné.

Ce n'est pas la quantité des gaz contenus dans l'eau à un moment donné qui importe ici — puisque cette quantité est sensiblement la même — c'est la possibilité de les renouveler dans un temps très court qui, seule, constitue une qualité respiratoire capitale.

Les mesures respiratoires directes effectuées sur les Poissons nous ont appris, d'autre part, qu'il y avait des espèces à respiration très intense, qu'il y en avait d'autres à respiration ralentie et faible. Les

premières sont les espèces marines littorales de surface, ainsi qu'on peut s'en rendre compte en se reportant au tableau B (Mulet, Brème, Colin, Labre, Cotte, Blennie, Vive); les autres sont des espèces d'eau douce (Tanche, Cyprins, Vairons).

Les unes et les autres ont un habitat constant, un milieu fixe où elles vivent toujours, qu'elles ne quittent jamais. Elles ont ainsi une activité respiratoire fixe, susceptible de variations peu étendues.

Dans le cas des espèces marines, le milieu aéré incessamment peut alimenter au fur et à mesure des besoins, leur respiration très active.

Dans le cas des espèces d'eau douce, l'eau, moins énergiquement aérée, ne permet qu'une consommation moindre d'oxygène dans le même temps et n'est capable d'assurer qu'une respiration d'intensité plus faible.

Quant aux espèces qui changent de milieu, qui peuvent vivre dans des milieux différents et différemment oxygénés, les mesures déjà faites permettent d'affirmer que leur activité respiratoire est capable de variations assez grandes et assez rapides, sans dommage appréciable.

Ces différences respiratoires si curieuses, enregistrées expérimentalement chez des animaux d'organisation identique ou très voisine, s'expliquent donc parfaitement.

Il n'y a là qu'un nouveau et très intéressant exemple de l'adaptation des organismes aux milieux.

Le milieu façonne les organes et règle les fonctions. Il s'agissait ici d'une fonction dont les variations ne se traduisent pas par des signes extérieurs directement accessibles à l'observation. Il fallait les mesurer. Les mesures seules ont permis de les mettre en lumière et d'en déterminer la cause.

VI. — ÉTUDE RESPIRATOIRE DE LA CAPTIVITÉ DES POISSONS MARINS.

Ces faits, très importants, étant établis, je vais examiner maintenant quelle est l'influence de la captivité sur l'activité respiratoire des divers Poissons marins et d'eau douce.

Et, tout d'abord, quelles sont les conditions physiques générales de la captivité ?

Les Poissons captifs vivent dans une masse d'eau limitée, à renou-

vement faible ou nul, peu agitée ou même complètement stagnante, où l'aération n'est possible que par la seule surface libre du liquide.

Ces conditions ressemblent à celles qui caractérisent les eaux douces en général ou les couches profondes de la mer. Elles diffèrent, au contraire, complètement de celles que nous avons rencontrées dans l'eau de mer superficielle.

Il est donc à prévoir que la captivité sera relativement bien supportée par les Poissons d'eau douce, à respiration constante et faible, ainsi que par les Poissons à respiration variable, capables d'adaptations respiratoires très étendues.

Au contraire, les Poissons marins à respiration constante et intense, s'accommoderont mal des conditions de la vie captive. Ils la supporteront d'autant plus difficilement que leur habitat ordinaire se trouvera placé dans des couches plus superficielles.

A ces prévisions que répond l'expérience ?

Il est d'observation banale et courante que les Poissons d'eau douce (Carpes, Tanches, etc.) vivent parfaitement en captivité dans des viviers, des bassins, des mares et même de simples bocalux. Les Poissons comme l'Anguille possédant une respiration variable, vivent également fort bien en captivité dans de l'eau douce, saumâtre ou salée, et même dans l'air humide. Cette captivité est caractérisée par ce fait que l'aération de l'eau s'effectue par la seule surface libre immobile du liquide. La consommation respiratoire des animaux n'est pas plus rapide que l'absorption par cette surface libre de l'oxygène de l'air, et le régime naturel de la respiration de l'animal n'est point perturbé.

Des mesures respiratoires directes, effectuées sur des Poissons d'eau douce, vivant en captivité depuis plus ou moins longtemps, n'auraient présenté qu'un intérêt assez faible, puisque les conditions de la captivité reproduisent, pour ces animaux, très approximativement, les conditions normales. Elles auraient donné des chiffres peu différents de ceux qui représentent leur activité respiratoire ordinaire.

A l'inverse des Poissons d'eau douce, il n'a jamais été possible de faire vivre indéfiniment des Poissons marins dans ces conditions. Rapidement, la consommation, trop grande, dépasse le renouvellement, les animaux asphyxient et meurent au bout d'un temps plus ou moins long.

On a réussi cependant à faire vivre quelques espèces, au moins pendant un certain temps, à l'état de captivité modifiée. L'eau est alors artificiellement et supplémentairement aérée au moyen de trompes et d'une manière tout à fait empirique, d'ailleurs. J'ai voulu savoir ce que devenait leur activité respiratoire dans ces nouvelles conditions.

J'ai d'abord mesuré comparativement les gaz contenus en dissolution dans l'eau d'un grand nombre de bassins et de bacs dans lesquels des trompes à eau apportaient une certaine circulation d'eau et d'air et où vivaient des Poissons marins, depuis des époques lointaines ou récentes.

J'ai mesuré, au même moment, les gaz de l'eau de mer de surface puisée à l'extérieur du petit port de Tatihou. Le tableau suivant résume les résultats ainsi obtenus : Tous les volumes ont été, comme toujours, ramenés à 0° à et 760 mm. de pression.

L'eau qui alimentait ces bacs arrivait avec une oxygénation de 5^{cc},4 en moyenne par litre.

Ainsi qu'on vient de le voir, cette oxygénation n'est conservée dans aucun des cas étudiés. Le régime permanent qui s'établit sous l'influence de l'aération superficielle, du renouvellement partiel continu de l'eau et de l'injection d'air d'une part; de la consommation respiratoire, d'autre part, aboutit, par conséquent, dans ces divers cas, à un abaissement permanent du taux de l'oxygénation. Le milieu s'appauvrit et les animaux continuent à y vivre pendant un certain temps, dans des conditions que nous étudierons un peu plus loin.

Dans tous les cas, le milieu n'est pas normal. Et l'une de ces deux conclusions s'impose : ou bien le renouvellement de l'eau et l'insufflation d'air sont insuffisants, ou bien la population animale des bacs est trop nombreuse. Et nous ajouterons que le remède était simple. Il suffisait, dans chaque cas, d'analyser les gaz de l'eau et d'agir sur l'une des causes ci-dessus (réduire le nombre d'animaux vivant dans un volume d'eau donné, ou augmenter l'aération) jusqu'à ce que le régime permanent se produisît pour un taux de l'oxygénation sensiblement égal à 5,4.

Il est à remarquer, du reste, que dans toutes mes analyses des divers milieux de captivité, je n'ai jamais trouvé une oxygénation normale de l'eau. Les écarts étaient plus ou moins grands. Une fois, la trompe qui alimentait un bac ayant accidentellement cessé de

fonctionner pendant quelques heures, toute la population du bac fut trouvée morte dans une eau qui contenait encore 2^{cc},89 d'oxygène par litre.

TABLEAU D

**Oxygénation comparée de l'eau de mer libre
et de l'eau des divers bassins et bacs
du Laboratoire de Pisciculture de Tatinhou.**

DÉSIGNATION	DATES	Volume total de l'eau en mètres cubes.	Surface libre en mètres carrés.	CIRCULATION d'eau.	CIRCULATION d'air très divisé.	OXYGÈNE dissous par litre en cent. cub.
Bassin des grands Turbats (4 animaux)...	1 ^{er} juill.	255	60	3 litres par minute renouvellement total toutes les 3 ou 4 semaines.	0	4,2
Bassin (14 Brèmes)...	2 juill.	80	20		0	3,9
Bac d'angle (animaux récemment capturés Syngnathes, Cottus, Labres).	5 juill.	0,373	0,467	0 l., 79	300cc par min.	4
Bac d'angle (animaux captifs dep. 1 mois).	13 juill.	0,373	0,467	0 l., 79	350 id.	4,2
Bac d'angle (animaux captifs dep. 1 mois).	17 juill.	0,373	0,467	renouvellement et aération interrompus depuis 14 h.		2,89 Tous les animaux étaient morts.
Petit Bac (animaux captifs dep. 3 mois (Syngnathes, Cottus, Anguilles, Congres).	14 juill.	0,514	0,660	0 l., 5 par min.	570 id.	5,2
Grand Bac (14 petits Turbots).	10 juill.	0,937	1,202	0 l., 35 id.	1.150 id.	4,7
Grand Bac (14 petits Turbots).	13 juill.	0,937	1,202	2 l., 2 id.	1.025 id.	4,9
Petit Bac (animaux déjà expérimentés).	10 juill.	0,514	0,660	2 l., 870 id.	490 id.	4,7
Petit Bac (animaux déjà expérimentés).	13 juill.	0,514	0,660	1 litre id.	570	5
Grand Bac (3 Brèmes, 1 Roussette, 2 Gaudes).	12 juill.	0,937	1,202	0 l., 8 id.	430	3,15

Il aurait pu y avoir, par hasard, des bacs dont l'oxygénation fut normale. Il aurait pu y en avoir même où un renouvellement et une aération exagérés auraient été gaspillés en pure perte. Quelques simples analyses auraient permis de substituer, aux dispositions empiriques et quelconques, des dispositions précises, n'exposant à aucune insuffisance comme à aucun gaspillage, basées sur la connaissance exacte des besoins respiratoires d'une population aquatique donnée, vivant dans un milieu donné.

Ces précautions, pour ridiculement simples et élémentaires qu'elles paraissent, ne sont point encore entrées dans les habitudes de ceux qui font vivre des Poissons marins en captivité. Je n'en ai trouvé l'indication nulle part, et c'est pour cela qu'il n'est peut-être pas inutile d'en parler ici.

Ainsi que je viens de le montrer, il y a un moyen expérimental très simple de déterminer l'aération *nécessaire et suffisante* à la consommation respiratoire d'une population aquatique, dans un volume d'eau donné; mais peut-être serait-il possible d'aborder le problème analytiquement et de déterminer, à l'avance, pour les espèces dont l'activité respiratoire normale serait connue, l'oxygénation supplémentaire qui serait nécessaire pour ramener aux conditions normales les conditions des diverses captivités.

Dans tous les cas, il est facile de se rendre compte par ce moyen que les conditions ordinaires de la captivité aboutissent nécessairement à l'appauvrissement oxygéné de l'eau et, par suite, à l'asphyxie des animaux.

En effet : soit α le coefficient de solubilité de l'oxygène dans l'eau et β le volume de gaz dissous par litre au temps t . Je suppose que la température demeure constante. Plus l'eau sera pauvre en oxygène, plus la vitesse de redissolution du gaz sera grande. En d'autres termes, si v est la vitesse de redissolution, cette vitesse est proportionnelle à

$$\alpha - \beta$$

La variation de la richesse en oxygène du volume V d'eau, par unité de temps, est représentée par la différence entre cette vitesse v et la vitesse de la consommation respiratoire ρ , par heure, de l'animal ou des animaux considérés.

On peut donc écrire :

$$\frac{V}{d} \frac{d\beta}{dt} = \rho - v \quad (1)$$

ρ dépend de l'animal en expérience et peut être mesuré préalablement ; v , à température constante, est proportionnel à la différence $\alpha - \beta$, à la pression H de l'oxygène situé au-dessus de l'eau et à la surface totale d'absorption S .

L'équation (1) devient donc :

$$\frac{V}{d} \frac{d\beta}{dt} = \rho - KH (\alpha - \beta) S \quad (2)$$

K étant un coefficient qui peut être déterminé une fois pour toutes par l'expérience. Pour que l'oxygénation de l'eau reste constante dans le voisinage de la saturation, c'est-à-dire pour que le second membre de l'équation (2) soit nul, il faudrait que

$$KH (\alpha - \beta) S = \rho$$

Comme alors $\alpha - \beta$ est très petit, il faut que H ou S soient très grands.

Dans l'eau de mer superficielle, pour une valeur de H sensiblement constante, S est toujours très grand et la condition se trouve réalisée. Encore, dans ce cas, la quantité d'oxygène dissous est-elle toujours assez éloignée de la quantité nécessaire à la saturation.

En captivité, S est toujours limité et petit. Il en résulte, si ρ reste égal au coefficient respiratoire normal en mer libre, que le second membre de l'équation (2) va décroître. Un appauvrissement continu de l'eau, plus ou moins rapide, se produira.

Deux cas peuvent alors se présenter : ou bien ρ peut diminuer et prend une valeur $\rho' < \rho$ telle qu'un nouvel équilibre s'établisse : c'est le cas des animaux à grande plasticité respiratoire. Ou bien la consommation respiratoire continue avec la même valeur jusqu'à épuisement de l'oxygène, c'est-à-dire jusqu'à l'asphyxie totale. C'est le cas des Poissons marins à respiration très active.

Expérimentalement, on pourrait maintenir β voisin de α ou, du moins, voisin de la valeur α' de l'oxygénation ordinaire de l'eau :

1° En augmentant la pression H de l'oxygène ;

2° En augmentant la surface d'absorption S.

La pression de l'oxygène pourrait être augmentée au-dessus du liquide, soit en utilisant de l'oxygène pur, soit en comprimant de l'air au-dessus de ce liquide. L'un et l'autre de ces procédés présentent des difficultés pratiques trop grandes et seraient, d'ailleurs, assez onéreux. Reste l'augmentation de la surface qui, au contraire, peut être facilement et simplement réalisée.

Deux moyens peuvent être avantageusement utilisés dans ce but :

1° L'agitation ;

2° L'insufflation d'air très divisé dans la masse liquide.

Le premier de ces moyens a été préconisé par GARSTANG (78) puis employé par FABRE DOMERGUE et BIÉTRIX (88) et d'autres expérimentateurs.

L'insufflation d'air a été utilisée un peu partout, depuis bien longtemps, mais je lui adresse le reproche d'être appliquée empiriquement, sans règle et sans contrôle. C'est une excellente méthode qui n'a pas donné tout ce qu'elle peut donner parce qu'on l'a toujours employée jusqu'ici d'une manière quelconque et indéterminée.

Une méthode mixte, comprenant à la fois l'insufflation d'air et l'agitation, est également excellente. Je reviendrai, d'ailleurs, sur cette question dans la seconde partie de ce travail.

Pour l'instant, je me borne à constater que, conformément aux prévisions analytiques, l'expérience montre que, dans les bacs ordinaires où vivent des Poissons captifs, le taux de l'oxygénation ne se maintient pas égal à celui de l'eau dont on les remplit, même avec une aération supplémentaire — mal faite il est vrai — de cette eau.

L'eau qui arrive dans les bassins et les bacs, à Tatihou, provient d'un château d'eau où elle est amenée par des pompes actionnées soit par un moteur à air chaud soit par un moulin à vent. L'eau séjourne dans ce château d'eau un temps variable qui dépend des besoins de la consommation du moment. Elle est puisée par les pompes dans une citerne fort bien aménagée, en communication avec la mer, à toutes les marées hautes, sauf dans quelques cas rares et exceptionnels de *morte eau*. Elle ne se vide jamais complètement, Chaque mer pleine achève de la remplir et l'eau s'y renouvelle fréquemment mais partiellement.

J'ai voulu savoir si le taux de l'oxygénation de l'eau de mer ne variait pas dans ces stationnements successifs, et j'ai fait toute une série d'analyses dont voici les résultats.

TABLEAU E

**Oxygénation comparée de l'eau de mer libre
et de l'eau de mer stagnante (citerne, château d'eau, bassins).**

DATES	DÉSIGNATION	OBSERVATIONS	Oxygène par litre en c. cubes 0° et 670.	MOYENNES
1 ^{er} juillet.	Mer libre.....	Ciel clair, sans vent.....	6,2	6,41
11 juillet.	id.	id.	6,1	
13 juillet.	id.	Vent — 11 h. du matin.....	6,35	
13 juillet.	id.	Vent — 2 h. soir.....	7	
22 juillet.	id.	Temps couvert. — Pluie....	6,4	
9 juillet.	Citerne (mer pleine)..	Communication avec la mer.	5,7	5,57
13 juillet.	Citerne (marée basse).	Communication interrompue depuis 1 ou 2 heures.....	5,8	
15 juillet.	id. id.	Communication interrompue depuis 6 à 7 heures.....	5,2	
1 ^{er} juillet.	Château d'eau.....	Après 3 jours de stagnation..	5,35	5,47
4 juillet.	id.		5,3	
12 juillet.	id.	Fraichement rempli.....	5,8	
14 juillet.	id.	Après 5 jours de stagnation..	5,4	
15 juillet.	id.		5,4	
22 juillet.	id.	Récemment rempli.....	5,6	
15 juillet.	} Bassin de 32 ^{me} (sur- face libre 10mq).	Stagnation de 2 mois sans animaux.....	4,9	

Les échantillons d'eau à analyser étaient prélevés, autant que possible, au même instant dans la mer libre et dans les divers récipients (citerne, château d'eau, bassins) où elle se trouvait, de manière à égaliser les conditions extérieures de température et de pression, dont l'influence est très importante.

Le tableau qu'on vient de lire montre que ce taux de l'oxygénation baisse légèrement par la stagnation. Ce phénomène s'explique fort bien par la consommation incessante d'oxygène que font les organismes inférieurs qui pullulent toujours dans l'eau de mer et peut-être encore par l'oxydation des particules organiques non vivantes qui s'y trouvent aussi en suspension.

Il m'est arrivé plusieurs fois de trouver, dans l'eau de la citerne, une quantité considérable de micro-organismes dont la multiplication y est favorisée par deux circonstances :

1° Ces organismes sont mis à l'abri des causes nombreuses de destruction extérieures, les animaux qui en font leur nourriture habituelle ne pouvant pas arriver dans la citerne.

2° La citerne ne se vidant jamais totalement, il reste toujours dans le fond une population nombreuse d'infusoires et d'organismes variés qui ensemence continuellement l'eau fraîchement arrivée.

En rapprochant les chiffres du tableau précédent de ceux du tableau D, page 257, on voit que l'eau fournie aux animaux vivants, dans les bacs, est déjà une eau légèrement appauvrie. Il faudrait donc remonter l'oxygénation, la ramener au voisinage de 6^{cc},4 par litre, et, au contraire, nous savons que le taux de l'oxygénation fléchit encore, tombe, suivant les cas, à des chiffres variables mais toujours insuffisants.

L'observation montre que, dans ces conditions, les animaux continuent à vivre un certain temps.

Que devient alors leur activité respiratoire ?

C'est ce que vont préciser les mesures expérimentales suivantes :

TABLEAU F.

Activité respiratoire comparée des Poissons marins placés dans les conditions de la vie libre et dans les conditions de quelques captivités.
température 18° — 19°,5.

ESPÈCES	POIDS	Vie libre caractérisée par une oxygénation de l'eau $\leq 7,6$ cc. par litre			CAPTIVITÉ				
		CO ² par gr.-heure en cc ³ à 0° et 760	Oxyg. par gr.-heure en cc ³ à 0° et 760	CO ² O	caractéris- tique respiratoire du milieu. Oxygène dissous par litre	Durée	CO ² par gr.-heure en cc ³ à 0° et 760	Oxyg. par gr.-heure en cc ³ à 0° et 760	CO ² O
Squale rousette (<i>Scyllorhinus stellaris</i> L.).....	685	0,0666	0,0875	0,76	—	—	—	—	—
id.	660				4cc,8	1 an	0,0661	0,0788	0,84
Syngnathe (<i>Syngnathus acus</i> L.).....	7	0,1536	0,1946	0,79	—	—	—	—	—
id.	7,6				4,2	1 mois	0,1241	0,1361	0,91
Congre (<i>Conger niger</i> Riss.).....	80	0,0743	0,0976	0,76	—	—	—	—	—
id.	108				5,2	3 mois	0,0669	0,0837	0,80
Anguille (<i>Anguilla vulg.</i> TURT.).....	21	0,0710	0,0911	0,78	—	—	—	—	—
id.	20				5,2	3 mois	0,0623	0,0799	0,78
Sole (<i>Solea vulgaris</i> QUENSEL).....	80	0,0902	0,1347	0,68	—	—	—	—	—
id.	62				4,7	1 an	0,0925	0,1187	0,78
Barbue (<i>Bothus rhombus</i> L.).....	50	0,0012	0,1342	0,68	—	—	—	—	—
id.	70				4,7	13 mois	0,0777	0,1023	0,76
Plie (<i>Platessa vulg.</i> QUENSEL).....	37	0,0890	0,1400	0,64	—	—	—	—	—
id.	28				4,8	1 an	0,0996	0,1294	0,77
Brème (<i>Cantharus lineatus</i> MONT.).....	407	0,1308	0,1791	0,73	—	—	—	—	—
id.	325				3,9	1 an	0,1530	0,1700	0,90

ESPÈCES	POIDS	Vie libre caractérisée par une oxygénation de l'eau > 7,6 cc. par litre			CAPTIVITÉ				
		CO ² par gr.-heure en cc ³ à 0° et 760	Oxyg. par gr.-heure en cc ³ à 0° et 760	CO ² O	caractéris- tique respiratoire du milieu Oxygène dissous par litre	Durée	CO ² par gr.-heure en cc ³ à 0° et 760	Oxyg. par gr.-heure en cc ³ à 0° et 760	CO ² O
Colin (<i>Merlangus pol- lachius</i> L.).....	155	0,1465	0,1979	0,74	—	—	—	—	—
id.	870				4,7	14 mois	0,1546	0,1681	0,92
Labre (<i>Labrus ber- gylta</i> Asc.).....	57	0,1477	0,1915	0,78	—	—	—	—	—
id.	32				4,9	2 m. 1/2	0,1588	0,1785	0,89
Cotte (<i>Cottus scorpius</i> L.).....	12,3	0,1632	0,1920	0,85	—	—	—	—	—
id.	26				4,9	2 m. 1/2	0,1648	0,1811	0,91
Blennie (<i>Blennius pho- lis</i> L.).....	13,5	0,1890	0,2345	0,86	—	—	—	—	—
id.	16,5				4,7	1 mois	0,1909	0,2053	0,93
Vive (<i>Trachinus vipera</i> C. et V.).....	10,3	0,0678	0,1908	0,84	—	—	—	—	—
id.	10,5				4,3	1 mois	0,1547	0,1612	0,96
<i>Callionymus lyra</i> L..	13,5	0,1861	0,2208	0,81	—	—	—	—	—
id.	15,5				4,6	1 mois	0,1866	0,2097	0,89

Les animaux qui ont servi aux expériences rapportées ci-dessus sont ceux qui vivaient dans les bacs et bassins du Tableau D.

Pour chacune de ces mesures, mon appareil avait été soigneusement réglé de manière à maintenir le taux de l'oxygénation de l'eau en expérience, respectivement égal au taux de l'oxygénation du milieu où vivait l'animal captif. Je reproduisais ainsi exactement les conditions respiratoires particulières de chaque captivité et les chiffres que j'ai obtenus représentent bien l'activité respiratoire correspondant à cette captivité.

Il était important de préciser ces faits avant d'aborder la discussion des résultats.

Tout d'abord, deux phénomènes bien nets retiennent l'attention à la lecture du Tableau qui précède. Ce sont :

1^o La diminution de l'activité respiratoire de tous les animaux captifs. Cette diminution porte quelquefois sur la consommation oxygénée seule, quelquefois sur la consommation oxygénée et l'excrétion carbonique ;

2^o L'élévation de tous les quotients respiratoires qui se rapprochent de l'unité.

Une seule exception, qui vérifie, du reste, ce que nous avons prévu plus haut, concerne l'Anguille commune.

Chez tous les autres Poissons marins, le quotient respiratoire monte. Il n'y a donc pas d'adaptation comme pour les Poissons à respiration variable.

Il y a seulement asphyxie partielle manifeste. Cette asphyxie ne peut pas être considérable, d'ailleurs, sous peine de mort immédiate. Les Poissons marins n'ont, en effet, qu'une plasticité respiratoire restreinte et sont incapables de réduire dans des proportions notables leur consommation oxygénée.

Toutes les fois que j'ai voulu essayer de les expérimenter dans ces conditions, ils sont morts au bout de deux heures, d'une heure, quelquefois d'une demi-heure. Et l'eau où ils agonisaient contenait encore 2^{cc}, 3^{cc}, quelquefois 3^{cc},5 et même 4^{cc} d'oxygène par litre.

Les animaux commençaient par s'agiter beaucoup. Puis ils étaient pris de vomissements. L'asphyxie commençante s'accompagnait, chez eux, d'un état nauséux très remarquable. Dans une troisième période, leurs téguments sécrétaient un mucus extrêmement abondant et leur stabilité était profondément troublée ; ils restaient un certain temps verticaux, puis couchés latéralement et finissaient par chavirer le ventre en l'air.

Dans les bacs où ils vivaient, quelques-uns depuis un an et plus, le taux de l'oxygénation de l'eau ne descendait que de un ou deux cent. cubes par litre par rapport à celui de l'eau de mer libre. Cette diminution, qui peut sembler légère, n'était pas suffisante pour les tuer tout de suite, mais elle perturbait gravement leurs conditions d'existence et atteignait profondément leur vitalité.

Le quotient respiratoire accuse un état asphyxique permanent et il est évident que cet état asphyxique ne peut pas se prolonger indéfiniment. C'est le marasme, c'est la maladie obligatoire, c'est la

longue résistance qui va s'affaiblissant peu à peu et doit, malgré tout, aboutir à un raccourcissement de l'existence.

Et c'est bien ce que l'observation confirme. Il ne se passe pas de jour où on ne soit obligé d'enlever des bacs de nombreux cadavres. Les Poissons meurent les uns après les autres, au bout d'un temps plus ou moins long. On les remplace, et l'asphyxie continue de sévir.

Les animaux sur lesquels j'ai opéré, qui avaient réussi à vivre jusqu'à une année et plus, étaient les survivants des nombreux individus, lentement raréfiés, victimes successives et inévitables des conditions défectueuses d'une captivité asphyxique.

Il est remarquable de voir se comporter aussi différemment les Poissons marins et les Poissons à respiration faible ou variable.

Dans les conditions où dépérissent lentement les Poissons marins, l'Anguille commune continue à manifester une vitalité intacte, une santé parfaite (quotient respiratoire constant).

Dans ces mêmes conditions, des Carpes, si l'on en juge par l'oxygénation faible des milieux où elles vivent ordinairement (viviers, étangs, bassins, mares), n'auraient été nullement incommodées.

Mais cet état asphyxique, imposé aux Poissons marins par les conditions ordinaires de la captivité a, indépendamment d'une perturbation respiratoire, un certain nombre d'autres conséquences qu'il est facile de prévoir.

L'accroissement des individus captifs se trouve fortement compromis, ralenti ou complètement arrêté.

La reproduction n'est que très rarement possible. Les Poissons marins ne pondent pas volontiers en captivité, même s'ils sont mûrs sexuellement au moment de leur capture.

Enfin, les troubles profonds dont souffre leur nutrition générale en fait une proie facile pour toutes les maladies microbiennes ou parasitaires. Les plaies des poissons captifs cicatrisent mal et suppurent indéfiniment. Même sans traumatismes préalables, les Turbots sont atteints de suppurations siégeant le plus souvent sur le côté qui repose sur le sol. Les Brèmes présentent une exophtalmie spéciale, etc... etc. Les diverses espèces sont atteintes plus ou moins profondément mais on peut affirmer que toutes le sont d'une manière réelle.

Les Poissons marins en captivité asphyxique sont des animaux malades, à vitalité diminuée, dont l'organisme se trouve en infériorité de résistance et par conséquent en réceptivité vis-à-vis de toutes les infections possibles.

Une dernière question se pose. On vient de voir que les Poissons marins sont incapables de s'adapter à des régimes respiratoires ralentis. Quand la consommation oxygénée qui leur est offerte est notablement inférieure (3 à 4^{cc} d'oxygène au moins par litre) à celle dont a besoin leur respiration normale, ils meurent rapidement. Quand elle en diffère peu (1^{cc} à 1^{cc},5 d'oxygène par litre), les animaux continuent à vivre, mais ne s'adaptent pas. Leur quotient respiratoire s'élève, et, dès ce moment, ils *commencent à mourir*. Ce qu'on observe chez eux alors n'est pas de la *vie*, c'est de la *survie*, c'est un long dépérissement.

Il est intéressant de se demander si ce dépérissement comporte un abaissement continu et progressif de l'activité respiratoire au fur et à mesure que la captivité se prolonge; si, en d'autres termes, la quantité qui mesure cette activité est fonction du temps.

TABLEAU G.

**Influence de la durée de la captivité
sur l'activité respiratoire des Poissons marins.**

ESPÈCES	POIDS en grammes	Durée de la captivité	Oxygé- nation de l'eau au moment des mesures	ACTIVITÉ RESPIRATOIRE		
				CO ² par gr.-heure en c. cubes à 0° et 760	Oxygé- nation par gr.-heure en c. cubes à 0° et 760	CO ² (<i>o</i>)
Sole.....	80	0	6 ^{cc} , 1	0,0915	0,1347	0,68
id.	46	1 mois	4, 9	0,0931	0,1179	0,79
id.	62	1 an	4, 7	0,0925	0,1187	0,78
Labre.....	57	0	6, 4	0,1493	0,1915	0,78
id.	58	1 mois	5, 2	0,1579	0,1791	0,882
id.	32	2 m. 1/2	4, 9	0,1588	0,1785	0,89
Cotte.....	123	0	6, 2	0,1632	0,1920	0,85
id.	26,4	1 mois	4, 2	0,1645	0,1798	0,915
id.	24	2 m. 1/2	4, 9	0,1648	0,1811	0,91
id.	152	1 an	4, 7	0,1648	0,1820	0,906
Blennie.....	13,5	0	6, 35	0,2016	0,2345	0,86
id.	16,5	1 mois	4, 7	0,1909	0,2053	0,93
id.	38	1 an	4, 9	0,1879	0,2021	0,93

J'ai expérimenté sur des Poissons appartenant à la même espèce mais vivant en captivité depuis des époques plus ou moins lointaines. Je ne sais pas si, au cours des longues captivités, l'oxygénation de l'eau n'a pas varié. Il est probable qu'elle a toujours été quelconque, c'est à dire variable, sans jamais atteindre et se maintenir, j'en suis convaincu, à la valeur normale. Je n'ai pu avoir que quatre types ayant subi des captivités de durée variable. Et voici les résultats que mes mesures ont donnés (voir le Tableau G, à la page précédente).

Ce tableau très instructif, que je regrette de n'avoir pu faire plus étendu et plus complet, nous apprend un autre fait nouveau sur la physiologie respiratoire des Poissons marins.

Au bout d'un mois — peut-être et probablement bien avant — les Poissons possèdent déjà l'activité et le quotient respiratoires qu'ils gardent encore au bout de 2 mois $1/2$, au bout d'un an, et sans doute, jusqu'à la fin.

Il semble que l'organisme de ces animaux, placés brusquement dans un milieu défectueux, accomplisse rapidement et d'un seul coup les réductions fonctionnelles qu'il est capable de consentir sans compromettre immédiatement l'existence. Ce n'est pas une adaptation comme dans le cas des Poissons à respiration variable, puisque le quotient respiratoire reste plus élevé qu'à l'état normal. C'est une sorte de gêne respiratoire forcée, dont l'animal souffre, mais dont les conséquences ne seraient pas graves si elle était de courte durée.

Si les conditions défectueuses se prolongent, l'insuffisance respiratoire persiste; mais alors surviennent des troubles secondaires ayant pour cause première cette insuffisance respiratoire et qui deviennent les facteurs du dépérissement lent qui atteint les Poissons.

Parmi ces troubles secondaires, je citerai la perte plus ou moins grande de l'appétit et une diminution de l'activité musculaire que l'on observe souvent; une accélération probable, au moins au début, de la vitesse circulatoire. Une intoxication des centres nerveux, aboutissant à un ralentissement de toutes les fonctions végétatives, me paraît également à peu près évidente.

A partir de ce moment, l'insuffisance respiratoire passe au second plan; ce sont les perturbations qu'elle a provoquées qui gagnent successivement tous les appareils et qui amènent cette misère physiologique générale que l'observation constate, qui empêche la crois-

sance normale et la reproduction, et à laquelle tous les Poissons marins captifs finissent par succomber.

VII. — *RÉSULTATS GÉNÉRAUX.*

Me voici maintenant arrivé à la fin de cette étude expérimentale, brièvement présentée dans les pages qui précèdent. Avant d'essayer d'en faire l'application à la Pisciculture marine, il convient d'en rassembler et d'en condenser les divers résultats, sous une forme concise, en quelques phrases juxtaposées.

Les faits physiologiques nouveaux qu'elle a permis de dégager et de mettre en lumière peuvent se résumer ainsi :

1^o Les Poissons, à égalité de taille et d'organisation, possèdent une activité respiratoire très différente. On peut, à ce point de vue, considérer 3 types distincts :

a) Les Poissons dont les besoins respiratoires sont faibles (Poissons d'eau douce, Poissons marins des couches profondes, etc.).

b) Les Poissons dont les besoins respiratoires sont élevés (Poissons marins des couches superficielles).

c) Les Poissons capables de s'adapter sans dommage à des régimes respiratoires variables Esturgeon, Saumon (?) Anguille et quelques autres : Alose, Epinoche, etc.).

2^o Les divers milieux aquatiques diffèrent eux-mêmes en tant que milieux respiratoires, non pas seulement par leur richesse oxygénée à un instant donné, mais encore et *surtout* par la facilité et la rapidité avec laquelle ils peuvent, au fur et à mesure de sa consommation, redissoudre l'oxygène perdu.

Les uns (eaux douces plus ou moins stagnantes, couches marines profondes) ne peuvent dissoudre l'oxygène de l'air que lentement.

Les autres (eaux marines superficielles) peuvent au contraire dissoudre l'oxygène de l'air très rapidement, grâce au vent, à l'agitation, à la pulvérisation de la vague, au brassage des marées.

Les premiers, pour une population aquatique donnée et une certaine richesse oxygénée, ne sont capables que d'entretenir une consommation d'oxygène, une respiration lente, aussi lente que son remplacement lui-même.

Les seconds sont capables, pour une population aquatique également définie, d'entretenir, à richesse oxygénée égale, une respiration, une consommation d'oxygène intense et rapide, aussi rapide que son renouvellement.

3° Quand des animaux vivent dans une masse d'eau déterminée 4 cas peuvent se présenter :

a) La consommation d'oxygène dépasse sa redissolution dans le même temps. Le milieu s'appauvrit d'une façon continue. Les animaux asphyxient rapidement et totalement.

b) La quantité d'oxygène consommée égale la quantité récupérée dans le même temps. Le milieu garde une oxygénation constante. Les animaux vivent normalement. C'est le régime permanent réalisé dans la nature.

c) La quantité d'oxygène disparue est inférieure à la quantité que l'eau pourrait absorber dans le même temps. Le milieu tend vers la saturation à la température et à la pression du moment, ou, du moins, ne peut pas s'appauvrir. Les animaux y vivent dans les mêmes conditions que précédemment.

d) Enfin il peut arriver qu'une consommation primitivement trop rapide abaisse légèrement le taux de l'oxygénation ; puis, que ce taux devienne constant et qu'un régime permanent nouveau s'établisse par un ralentissement de la consommation, dorénavant réglée sur la plus grande rapidité possible de la redissolution dans le même temps. Le milieu garde une oxygénation constante mais inférieure à l'oxygénation normale. Les animaux asphyxient partiellement et peuvent quelquefois continuer à vivre.

4° Les conditions habituelles de la captivité ne réalisent presque jamais le deuxième et *a fortiori* le troisième cas. Elles reproduisent le premier ou, plus généralement, le quatrième cas.

5° Les Poissons marins des couches superficielles, placés dans les conditions de ce quatrième cas, ne conservent pas leur activité respiratoire normale. Leur consommation oxygénée est diminuée et leur quotient respiratoire s'élève, indice certain d'un état asphyxique partiel.

6° Cet état asphyxique est le point de départ et la cause d'une série de perturbations organiques et de maladies que l'observation directe permet de constater chez eux.

7° La durée plus ou moins grande de la captivité, si elle influe sur l'état général, ne paraît pas influencer sur l'activité respiratoire qui, après s'être réduite au minimum compatible avec l'existence pour chaque espèce, ne varie plus sensiblement. Ce minimum ne descend pas, en général, très notablement au-dessous de l'activité normale.

Les faits dont l'énumération précède sont très instructifs. Ils montrent que les conditions respiratoires de la captivité des Poissons marins n'ont jamais été déterminées dans les divers cas particuliers et qu'elles sont, en général, très défectueuses. Les Poissons, ainsi soumis à un régime asphyxique plus ou moins accentué mais permanent, ont leur nutrition générale profondément atteinte ; ils deviennent incapables d'accroissement et de reproduction et finissent même pas mourir à plus ou moins longue échéance.

Est-ce à dire que les Poissons marins ne puissent pas, ne pourront jamais vivre en captivité ? Faut-il abandonner l'espoir de les faire croître et prospérer dans ces conditions artificielles ?

Pas le moins du monde. Tout au contraire, je crois le problème abordable et soluble dans tous les cas. Et je n'ai montré les graves imperfections de la captivité marine, telle qu'on la pratique aujourd'hui, que pour mieux rechercher et indiquer les améliorations à y introduire.

La mise en captivité d'un animal doit être précédée d'une double étude :

A. Etude de la Biologie de l'animal.

B. Etude du milieu.

La connaissance parfaite de l'une et de l'autre sont indispensables au succès de l'opération.

Et, pour chaque espèce, la captivité sera un problème nouveau et différent. Il faudra, chaque fois, aborder ce problème sans idées préconçues, sans préoccupations de système, sans tendance à une généralisation hâtive ; avec, comme seul guide, les données biologiques préalablement déterminées et les mesures expérimentales directes effectuées sur l'espèce considérée, dans des conditions bien définies, pouvant être toujours retrouvées et facilement reproduites.

Cela revient à dire que les recherches de laboratoire méthodiques doivent toujours précéder les essais pratiques, voués fatalement,

seuls, aux indéfinis tâtonnements, aux perpétuels recommencements, décourageants et onéreux.

Une double préoccupation doit ici dominer toutes les autres :

1^o Assurer à l'animal captif l'entière satisfaction de ses besoins végétatifs ;

2^o Maintenir constante et normale la composition du milieu.

L'animal emprunte au milieu, incessamment, de l'oxygène et des aliments. Il y rejette de l'anhydride carbonique et toutes ses excréments (digestives, urinaires, cutanées, etc.). De là deux obligations : entretenir la richesse du milieu en oxygène et en aliments ; le débarrasser constamment des déchets.

Pour renouveler l'oxygène, il est de toute évidence qu'il faut connaître la quantité qui disparaît dans un temps donné, c'est-à-dire la consommation respiratoire de l'animal. Pour vérifier, d'ailleurs, que le renouvellement est bien exactement assuré, on aura deux critères certains : la constance de l'oxygénation de l'eau ; la constance de l'activité respiratoire et du quotient respiratoire.

Pour renouveler les aliments, il faut en connaître la nature ainsi que la quantité que le Poisson considéré en consomme ordinairement. On évitera ainsi une double erreur fâcheuse : introduction dans l'eau de substances supposées alimentaires, mais qui, en réalité, ne seront pas utilisées ; accumulation dans cette eau de substances réellement alimentaires mais en trop grand excès. Dans les deux cas on provoque, dans la masse d'eau dont on dispose, des décompositions organiques qui auraient pu être évitées.

Je ferai remarquer, avant d'aller plus loin, que les besoins alimentaires proprement dits et les besoins respiratoires ne présentent point au même degré leur caractère commun d'urgence et de nécessité inéluctable. Ils sont hiérarchisés, en quelque sorte. Les besoins respiratoires sont plus immédiatement impérieux que tous les autres, aussi bien chez les animaux aquatiques que chez les animaux aériens.

L'existence, compatible avec une assez longue privation d'aliments — souvent très longue — n'est jamais compatible avec une privation correspondante d'oxygène. La durée de la première privation est de l'ordre des jours ou des semaines ; la durée de la deuxième est de l'ordre des secondes ou des minutes.

Un animal, dans un milieu confiné, souffre *d'abord* de l'insuffi-

sance respiratoire, de l'asphyxie ; il ne souffrira de la faim que *plus tard*. La première perturbation morbide dont sa vitalité se trouve atteinte est une perturbation respiratoire. Elle précède et domine toutes les autres. Je dirai même qu'elle provoque et aggrave toutes les autres. Elle est la cause initiale à laquelle je rapporte tous les troubles nutritifs, si nombreux et si variés, dont finissent par mourir les Poissons marins captifs.

Quand j'ai parcouru les principaux travaux qui ont été faits sur la captivité et la Pisciculture marines, j'ai trouvé partout une grande préoccupation de l'alimentation des animaux. J'ai trouvé même une certaine préoccupation générale de l'oxygénation de l'eau. Je n'ai trouvé, nulle part, cette préoccupation appuyée sur des faits précis, sur une connaissance exacte des besoins respiratoires des espèces et des individus.

Or, ainsi qu'on vient de le voir, la première nécessité à laquelle il faut parer tout d'abord est d'assurer la respiration normale des animaux captifs. Et, pour l'assurer aussi exactement que possible, il faut la connaître, c'est-à-dire *la mesurer*. Il est indispensable aussi de vérifier, de temps en temps, si l'oxygénation de l'eau se maintient normale.

Il y a des fonctions physiologiques, difficilement accessibles aux mesures directes, dans l'étude desquelles les tâtonnements et les hésitations peuvent, jusqu'à un certain point, s'expliquer. Ce n'est pas le cas de la fonction respiratoire. Celle-ci est *mesurable* directement ; elle permet des comparaisons exactes, elle fournit des données certaines. Dans toutes les captivités aquatiques, l'empirisme respiratoire n'est donc plus excusable et doit cesser. Je suis convaincu, d'ailleurs, que si les captivités offrent aux Poissons marins la possibilité de satisfaire largement leurs besoins respiratoires normaux, la satisfaction des autres besoins végétatifs se trouvera singulièrement facilitée et un grand nombre de difficultés réduites ou supprimées.

DEUXIÈME PARTIE

I. — PRÉLIMINAIRES.

En 1866, M. RIMBAUD (5) écrivait dans le Bulletin de la *Société Zoologique d'Acclimatation* :

« Quoi qu'on en dise, la mer est un champ de moisson qui n'exige
 » aucune culture préalable..., il n'y a rien qui se prête aux transfor-
 » mations et aux déplacements que subissent les végétaux et les
 » animaux de la terre, rien enfin qui soit susceptible de perfection-
 » nement par l'intervention de l'homme. Cultiver un champ où les
 » récoltes se préparent toutes seules, abondantes, complètes et
 » normales, c'est du travail perdu... nous nous bornerons donc
 » à nier l'utilité pour la mer de toute opération artificielle.
 » L'aquiculture n'est qu'une ambitieuse prétention....

« Que l'on ne perde pas de vue que le Poisson de mer ne se prête
 » à aucune manipulation, qu'il est impossible de sommaiser le
 » monde marin dans un coin du rivage, de réunir ou simuler dans
 » des viviers, si vastes qu'ils soient, tous les milieux où la nature
 » a placé les principes organiques de la vie sous-marine et que,
 » parquer entre des barrières une partie de la production animale
 » des eaux salées, c'est inévitablement la frapper d'infécondité....

«Les parcs et viviers sont nuisibles et portent un préjudice
 » grave à l'alimentation publique et aux pêcheurs en détournant de
 » la multiplication toute une population captive » (!!).

L'auteur de cette peu encourageante prophétie admettait cependant la raréfaction possible du Poisson par les effets d'une destruction humaine sans mesure. Il affirmait que, « une fois consommé, ce préjudice à l'intérêt général ne peut être réparé qu'à l'aide de mesures abolitionnaires de l'industrie des pêches ».

Et, comme moyens pratiques d'aboutir à cette protection draconienne, il préconisait :

« 1^o Répudier tous les procédés de dévastation afin de proportionner la consommation à la production.

2^o Imposer à toute espèce de pêche des alternances périodiques laissant à la nature le temps de réparer ses pertes.

3^o Réserver une partie des rivages où le travail naturel de reproduction ne soit point troublé, avec protection du fretin qui en sortira : défense de pratiquer le chalutage en deçà d'une zone déterminée, prohibition de la vente du fretin et de tout Poisson n'ayant pas la taille réglementaire ».

A l'époque où M. RIMBAUD s'affirmait aussi manifestement un précurseur de M. BRUNETIÈRE — quant à l'aquiculture, qu'il traitait dédaigneusement « d'amusement scientifique » — les connaissances biologiques qu'on possédait sur les animaux marins comestibles étaient presque complètement nulles. Mais, à défaut de science précise, l'histoire, l'expérience acquise autorisaient-elles un pareil langage ?

Des réservoirs de dépôt, des bateaux-viviers existaient chez les Romains et existent depuis très longtemps en Extrême-Orient, au Cambodge, en Chine et au Japon. En Italie, de temps immémorial, au fond de l'Adriatique, l'exploitation systématique des étangs de *Valli di Comachio*, en communication avec la mer, ont donné et donnent encore des bénéfices considérables. En France, les viviers d'Arcachon, où le Poisson, bien nourri, se reproduisait, se multipliait et s'accroissait parfaitement, étaient toujours en pleine prospérité.

A l'époque même où écrivait M. RIMBAUD, le génie et la foi robuste de COSTE créaient l'ostréiculture ; VIDAL élevait en captivité des alevins de Poisson et en faisait rapidement des adultes comestibles. D'autres savants, SABIN-BERTHELOT (2), MOQUIN-TANDON et J.-L. SOUBEIRAN (4) étaient, comme eux, pleins de confiance dans l'avenir de l'Aquiculture naissante, empirique encore, certes, mais perfectible, capable de tirer parti de toutes les acquisitions nouvelles de la Science.

Aujourd'hui, trente-huit ans après la fâcheuse prédiction, qu'ont répondu les événements ?

Aujourd'hui, l'Ostréiculture, depuis longtemps sortie des tâtonnements initiaux, est une industrie prospère, en pleine possession de ses méthodes et de ses procédés. L'Ostréiculture, industrie exclusivement française au début, est devenue une industrie universellement et fructueusement pratiquée.

La Pisciculture marine, réveillée depuis vingt ans à peine, est

moins avancée, mais elle se développe et se perfectionne activement, et son succès définitif est aussi certain que celui de l'Ostréiculture.

Il est à remarquer, d'ailleurs, que, à l'inverse de ce qui s'était passé pour l'Ostréiculture, les premières tentatives de Pisciculture furent faites à l'étranger, en Amérique et en Europe, et que la France ne fit que suivre les exemples qui lui venaient des Etats-Unis, de Norvège, d'Angleterre. La Pisciculture achève en ce moment la conquête de ses méthodes, variables suivant les lieux, différentes suivant les espèces. Les efforts de nombreux biologistes, sur tous les rivages, convergent vers ce but et le présent travail n'est qu'une modeste contribution à l'œuvre commune.

Le véritable remède à l'appauvrissement de la mer n'est pas exclusivement dans les mesures restrictives réglant parcimonieusement la consommation sur la production. Il est dans la Pisciculture artificielle, dans la fabrication en grand des alevins de Poissons comestibles qu'on peut ensuite, soit immerger enensemencements immenses, soit élever en captivité jusqu'à la taille de consommation. La Piscifaculture et la Pisciculture correspondraient ainsi exactement, l'une à la production des jeunes huîtres et l'autre à leur élevage, à leur engraissement consécutifs.

D'ailleurs, les procédés coercitifs de protection empirique des animaux marins ont tous piteusement échoué, soit qu'ils fussent d'une application trop difficile ou trop dispendieuse dans la pratique, soit qu'ils fussent d'une inefficacité flagrante. L'expérience, de ce côté, a été parfaitement et négativement concluante.

Ces mesures soi disant protectrices, en dehors même du principe économique erroné qui les a inspirées, doivent être abandonnées ou très atténuées du fait de leur impuissance biologique ou pratique.

Tous les encouragements doivent aller, au contraire, aux applications et aux perfectionnements des méthodes aquicoles qui assureront — dans un avenir qui n'est pas bien éloigné — une fertilité constante de la mer, quel que soit le régime de la consommation auquel on la soumettra.

La Pisciculture, j'en ai, avec bien d'autres, la conviction profonde, non seulement réduira à un minimum les restrictions qui pèsent sur l'industrie des pêches, mais encore ouvrira un horizon indéfini à la pêche intensive et perfectionnée, à l'exploitation de plus en plus large et de plus en plus libre des eaux marines.

L'avenir est là. Chaque latitude, chaque rivage, chaque cas parti-

culier demandera une étude particulière, des essais préalables, des expériences judicieusement conduites. Partout aussi, sans doute, ces essais rencontreront l'opposition des esprits timorés ou pessimistes qui vont affirmant, *a priori*, l'inutilité de toute tentative et de toute initiative, de tous les partisans de l'immobilité quiète et du statu quo béat.

L'histoire de tous les progrès est faite des luttes que la ténacité et la foi des novateurs durent soutenir contre l'inertie ou la résistance des négateurs.

La Pisciculture marine fera victorieusement ses preuves et, même dans le cas où les conditions locales peuvent paraître défectueuses, personne n'a le droit d'affirmer, sans démonstration préalable, que les opérations piscicoles n'y réussiraient point.

Je vais montrer les progrès successifs que les recherches biologiques méthodiques ont permis d'introduire dans la Pisciculture marine. Je m'efforcerai de montrer ensuite ceux qui restent encore à réaliser. Un dernier paragraphe résumera ce travail et en dégagera les conclusions les plus importantes.

II. — LA RESPIRATION DES POISSONS ET LES RECHERCHES PISCICOLES.

Le problème de la pisciculture artificielle marine comprend deux opérations principales : 1^o La fabrication artificielle d'alevins ou Piscifactory, 2^o l'élevage en captivité de ces alevins ou Pisciculture proprement dite. J'étudierai successivement chacune d'elles.

A) Piscifactory. — C'est aux Etats-Unis, que la « *Fish Commission* », en 1878, inaugura la fécondation artificielle des œufs de Morue, de Hareng et d'Eglefin à la station de Gloucester. De nombreux biologistes se mirent alors à étudier les œufs des Poissons comestibles, leur fécondation, leur développement.

Les travaux d'AGASSIZ, RYDER, etc., en Amérique ; de O. SARS, en Norvège ; de RAFFAELE, en Italie (20) ; de PETERSEN, en Danemark (27, 74) ; de MARION, POUCHET, CANU, en France (29) ; de MAC-INTOSH (16, 36), CUNNINGHAM (10), PRINCE (17, 18, 19), en Angleterre, firent connaître les caractères morphologiques et biologiques des œufs, pélagiques ou non, de quelques espèces comestibles. Ils précisèrent

quelques-unes des conditions de leur éclosion et de leur développement, et des piscifactures, en Amérique et en Europe, s'élevèrent bientôt pour reproduire en grand les essais de laboratoire.

Dans ces nouveaux établissements, d'autres chercheurs s'efforcèrent, par des moyens souvent empiriques, d'obtenir artificiellement le développement complet, depuis l'œuf jusqu'à l'état adulte, des animaux sur lesquels ils expérimentaient. Les patientes recherches de DANNEVIG dont les appareils d'incubation sont adoptés partout (31, 32, 33), de GARSTANG (73, 77, 78), de FABRE-DOMERGUE et BIÉTRIX (44, 48, 57, 88) ont abouti à élever ainsi la Plie, la Blennie, le Cotte et la Sole.

Sur d'autres espèces, très importantes, comme le Turbot, par exemple, les diverses tentatives ont échoué. Sur d'autres types comme ceux de la famille des Clupéidés ou des Scomberidés (Sardine, Maquereau, etc.), les connaissances biologiques sont encore tellement insuffisantes qu'aucun essai de développement artificiel n'a pu être tenté.

Mais avant d'analyser les raisons des succès ou des insuccès actuellement enregistrés, il convient de préciser en quoi consiste le problème de la pisciculture et comment on en a abordé l'étude.

Pour fabriquer des alevins de Poissons il faut évidemment :

- 1° se procurer des reproducteurs adultes sexuellement mûrs ;
- 2° en obtenir des œufs et des spermatozoïdes et provoquer la fécondation ;
- 3° faire éclore ces œufs et faire vivre les embryons.

La difficulté qu'on éprouve à se procurer des reproducteurs adultes est beaucoup plus considérable quand il s'agit des Poissons marins que lorsqu'il s'agit des Poissons d'eau douce. Chez les premiers, en effet, la maturité des éléments sexuels n'est pas simultanée comme pour les seconds. Elle est progressive et la ponte, au lieu d'être rapide et totale, est partielle et échelonnée sur une longue période. Pour quelques espèces même, cette ponte paraît possible pendant presque toute l'année et sans le moindre caractère de régularité.

Il ne suffira donc pas ici d'avoir des reproducteurs au moment précis de leur maturité sexuelle, puisque ce moment est toute une période, et on ne pourra pas essayer sur eux les pratiques de la ponte artificielle unique et complète.

La possession des Poissons reproducteurs marins se complique

done d'une captivité préalable. Si cette captivité est récente, d'ailleurs, la ponte ne se fait pas ; il se produit une rétention et une résorption des produits génitaux qui a été observée chez un grand nombre d'espèces par DANNEVIG, MAC-INTOSH, CUNNINGHAM, FABRE-DOMERGUE et BIÉTRIX, etc. Il faut que cette captivité soit ancienne déjà et que les animaux soient depuis longtemps acclimatés pour qu'ils retrouvent l'exercice normal de leurs fonctions sexuelles. Cette acclimation ne va pas, bien entendu, sans une mortalité plus ou moins considérable.

La possession de reproducteurs, capables de pondre, exige une longue captivité préalable, et le succès de la production des œufs et des spermatozoïdes se trouve lié étroitement au succès de cette captivité préalable.

FABRE-DOMERGUE et BIÉTRIX ont excellemment exposé ces difficultés (18). On voit que la Pisciculture marine, dès le début de ses opérations, se trouve dominée par la captivité, et l'étude complète de cette dernière, si elle avait précédé les opérations piscicoles, aurait peut-être évité bien des tâtonnements.

Dans la première partie de ce travail, j'ai montré que la captivité marine avait une défectuosité capitale, cause initiale de toutes les autres : l'*insuffisance respiratoire*.

La captivité d'eau douce n'a à tenir que peu ou point compte de cette condition, et c'est pour cela peut-être, qu'en imitation trop persévérante de la pisciculture d'eau douce, on ne s'en était, jusqu'ici, pas assez préoccupé dans les opérations de pisciculture marine. Le jour où on offrira aux animaux marins une captivité respectueuse des conditions biologiques normales, la mortalité et la longueur de l'acclimation diminueront et on aura des reproducteurs plus vigoureux, plus immédiatement capables de donner des œufs et des spermatozoïdes.

Pour les Poissons plats, DANNEVIG (32, 33) croit que le meilleur, sinon le seul moyen de s'assurer des Turbots reproducteurs est de capturer de jeunes individus de 10-15 pouces de longueur et de les élever jusqu'à la taille adulte. Ce procédé, qui fait précéder la Pisciculture de la Pisciculture proprement dite, est évidemment excellent pourvu qu'on offre aux Turbots ainsi capturés et domestiqués des conditions d'existence suffisamment voisines des conditions normales.

Au laboratoire de Tatihou, une mortalité énorme décime les Turbots qu'on arrive à faire vivre à grand peine pendant quelques

mois. J'ai vérifié que ces Turbots vivaient dans de l'eau insuffisamment oxygénée ; les résultats seront certainement meilleurs si on leur fournit l'oxygène nécessaire à leur respiration normale. Je dirai plus loin comment il serait possible d'y arriver.

Lorsque, par des reproducteurs captifs ou, à leur défaut, par récolte directe des pontes de fond ou des œufs de surface, on est arrivé à obtenir des œufs fécondés, il s'agit de faire vivre ces œufs, de surveiller leur éclosion, d'assurer le développement des larves et leur transformation en adultes.

Les premiers stades larvaires se succèdent dans l'intérieur même de la coque ovulaire et la larve s'accroît aux dépens des réserves nutritives contenues dans la vésicule vitelline.

Les divers auteurs qui ont expérimenté sur ces œufs se sont efforcés de déterminer les conditions les plus favorables où ils devaient les placer et, pour chaque espèce, par tâtonnements successifs, ils ont peu à peu précisé celles dans lesquelles ils obtenaient la mortalité la plus faible.

C'est ainsi que la densité de l'eau, très importante puisque c'est de cette densité que dépend la statique de l'œuf (flottant ou non), a été l'objet de mesures soigneuses. La température optima a été également fixée pour tous les types étudiés. J'en dirai autant de l'éclairement et aussi de la nourriture des alevins.

On s'est aperçu que les alevins de Poissons marins avaient besoin de nourriture plus précocement que les alevins de Poissons d'eau douce, et qu'il fallait leur en fournir avant la résorption totale de la vésicule vitelline. On a étudié la qualité de cette nourriture au moyen des dissections nombreuses d'alevins libres capturés en mer, appartenant à l'espèce étudiée et dont on explorait minutieusement le contenu intestinal. La méthode était bonne et a donné des résultats.

Mais il est une condition dans la détermination de laquelle il n'y a eu aucune précision, où tout a été empirisme et hasard, c'est l'oxygénation de l'eau. Et cette condition est indiscutablement, avec la condition de température, la condition d'importance primordiale, la pierre d'achoppement de la Piscifaculture marine, la cause des insuccès persistants du début, ainsi que je vais essayer de le démontrer.

Qu'est-ce, en effet, qu'un œuf fécondé marin ? C'est un organisme où les phénomènes d'assimilation sont d'une intensité considérable.

Et cette assimilation se fait en partie aux dépens des réserves de cet œuf, en partie aux dépens du milieu extérieur.

Quelle est la part du milieu extérieur dans cet apport total ? Il est clair que le vitellus ne pourra pas fournir l'oxygène respiratoire nécessaire à l'édification des molécules nouvelles et que cet oxygène sera exclusivement fourni par le milieu ambiant. Le milieu fournit-il d'autres matériaux ?

BATAILLON a montré (15, 76), voici déjà longtemps, que, pour les Poissons d'eau douce tout au moins, l'eau ne fournissait que l'oxygène à l'embryon et que « les échanges entre cet embryon et l'eau étaient exclusivement gazeux, ce qui donne à la fonction respiratoire une importance exceptionnelle ».

J'admets volontiers que les alevins de Poissons marins exigent assez précocement une nourriture supplémentaire. Il n'en est pas moins vrai, qu'au début du développement, pendant les premiers stades de l'évolution, l'*unique fonction végétative extériorisée*, pour ainsi dire, est la fonction respiratoire, et que la seule nourriture que l'œuf ou l'alevin demande au milieu extérieur est la nourriture oxygénée.

Et ce besoin d'oxygène, le seul, l'unique besoin de la larve est-il faible ou considérable ? Personne n'a jamais essayé de le mesurer en valeur absolue.

Je n'ai pu me trouver à Tatihou, malheureusement, que lorsque la saison du frai était passée, et je regrette de n'avoir pas eu la possibilité de faire, sur des œufs de Poissons marins, une série de mesures respiratoires. Mais, à défaut de mesures précises, deux ordres de considérations permettent de se faire une idée approximative de l'importance des besoins respiratoires des œufs et des alevins.

On sait que, d'une manière très générale, l'activité respiratoire des animaux décroît, pour une espèce déterminée, quand la taille augmente, c'est-à-dire quand l'animal grandit et se développe. La loi de variation n'est pas exactement connue, mais les mesures déjà faites par JOLYET et REGNARD (13) et par moi (95) sur quelques animaux marins permettent d'affirmer de la façon la plus nette qu'il n'existe pas une simple proportionnalité inverse et que l'activité respiratoire décroît très rapidement quand la taille croît.

On explique, d'ailleurs, ce fait en faisant remarquer que, chez les animaux à respiration cutanée, particulièrement, la surface des

téguments est, à poids égal, d'autant plus considérable que la taille des individus est plus petite.

Selon toute évidence, cette loi qui se vérifie depuis les plus petits exemplaires expérimentés jusqu'aux plus grands d'une espèce donnée, doit se vérifier aussi en remontant depuis les petits exemplaires jusqu'à l'œuf lui-même. Et si on songe que, par rapport à la forme adulte d'un Poisson marin, la surface d'un même poids de ses œufs est gigantesque, on pourra légitimement conclure que l'activité respiratoire de ces œufs doit être énorme.

D'ailleurs, et comme confirmation pratique de cette prévision théorique, tous les auteurs qui ont expérimenté sur les œufs de Poissons marins ont constaté chez eux une sensibilité extraordinaire à l'asphyxie. Là où des adultes auraient vécu et prospéré, les œufs et les larves mouraient par quantités considérables. De simples particules solides, inertes, en suspension dans l'eau venant adhérer à la surface des œufs et restreindre leur surface respiratoire, suffisaient à les tuer par asphyxie.

On s'est donc ingénié à donner aux œufs :

1^o De l'eau très pure, débarrassée de toutes particules en suspension ;

2^o De l'eau suffisamment oxygénée.

Pour réaliser la première condition, il suffisait de filtrer l'eau dans des appareils appropriés pour la description desquels je renvoie aux travaux des diverses Piscifactures : WOOD'S HOLL, DILDO, FLODEVIG, DUNBAR, etc.

La seconde condition fut réalisée plus ou moins approximativement par des procédés empiriques. Quelques auteurs, FABRE-DOMERGUE et BIÉTRIX entre autres (18) reconnaissent bien que, seuls, les procédés rigoureux d'investigation par l'analyse donnent des indications utiles, mais ils déclarent n'avoir pas pu les employer. « Et, ajoutent-ils, nous nous sommes bornés à nous mettre empiriquement dans les meilleures conditions possibles, soit par la purification de l'eau, soit par l'emploi d'eau recueillie au large et soigneusement renouvelée. Notre base d'appréciation a été dans ces conditions et toutes choses égales d'ailleurs, la survie des alevins dans nos aquariums ».

Un peu plus loin ils écrivent :

« A la suite de beaucoup d'autres observateurs, nous avons

» remarqué que les alevins vivent mieux lorsque l'ensemble des
» conditions réalisées est tel qu'on peut supposer produite alors
» l'action maxima de l'oxygène de l'eau. Ainsi deux cristallisoirs
» contenant chacun un même volume d'eau de même surface et un
» même nombre d'alevins sont placés côte à côte. Dans le second
» seul passe un chapelet de bulles d'air produit par une trompe
» aspiratrice ; on y observe une survie importante ».

Un certain nombre de pisciculteurs ont attribué la mortalité considérable qui frappe les alevins marins au confinement, c'est à dire à la masse trop faible de l'eau par rapport à la masse des alevins. Mais FABRE-DOMERGUE et BIÉTRIX n'ont jamais pu obtenir en eau courante de meilleurs résultats qu'en vases plats et larges.

Cela montre bien que ce n'est pas le confinement, ce n'est pas l'altération de l'eau par les déchets, d'ailleurs exclusivement gazeux, qui peut influencer la vitalité des œufs et des jeunes larves, mais bien l'oxygénation insuffisante de l'eau qui ne récupère que trop lentement l'oxygène rapidement consommé par une respiration très active.

Le procédé à peu près unique qu'on a employé jusqu'à maintenant pour subvenir artificiellement aux besoins respiratoires des œufs a été la circulation de l'eau, mais une circulation dont la vitesse était quelconque, n'était calculée et établie d'après aucune donnée précise.

Après l'éclosion des larves, on a utilisé encore le renouvellement continu de l'eau des aquariums. MAC-DONALD a imaginé un dispositif d'agitation par de grosses bulles d'air en rotation dans la masse liquide. GARSTANG (78) puis FABRE-DOMERGUE (88) ont utilisé l'agitation mécanique, après l'élevage en cuvette de large section, mais tous ces dispositifs n'ont été établis sur aucune base précise et leur fonctionnement n'a subi d'autre contrôle que celui de la mortalité plus ou moins grande observée dans chaque cas.

J'ai montré que les besoins respiratoires étaient les seuls besoins des œufs et des jeunes larves. Je vais plus loin et je suis convaincu que ces besoins sont encore primordiaux et prépondérants chez les larves plus âgées, chez les alevins proprement dits. Ils dominent toute la vitalité de ces frères organismes. L'alimentation précoce dont on s'est tant préoccupé, dont je suis loin, d'ailleurs, de contester l'utilité, n'arrive certainement qu'au second plan, et la mortalité considérable observée, dans tous les cas, est due plus à l'asphyxie qu'à l'inanition.

FABRE-DOMERGUE et BIÉTRIX, dont les expériences auraient bien dû cependant attirer l'attention sur l'asphyxie possible de leurs alevins, sont étonnés de les voir mourir en masse, pendant ce qu'ils appellent la période critique et sous l'influence d'une « cause inconnue » qu'ils décorent du nom d'*anorexie pathologique*.

La véritable cause m'apparaît très clairement : Les embryons, depuis leur éclosion, vivaient en état d'asphyxie partielle ; il en résultait cette perturbation grave de la vitalité que j'ai observée chez tous les adultes captifs où j'ai trouvé un abaissement de l'activité respiratoire. De plus, quand cette asphyxie était trop considérable, il devait se produire, comme chez les adultes encore, un état nauséux, qui n'était certes pas fait pour exciter leur appétit. C'est tout le secret de l'anorexie observée et, quand ils n'étaient pas morts en aquarium, on rendait à la mer, non pas des poissons jeunes, mais des agonisants précoces qui achevaient d'y mourir.

A l'origine de tous ces troubles et comme cause première des manifestations morbides variées qui provoquaient le dépérissement et la mort des alevins, il y a donc, avant l'inanition, avant tout, une perturbation asphyxique. Et *l'étendue de cette perturbation n'étant pas connue, les méthodes empiriques des Piscifactures l'ont mal et insuffisamment combattue*. Un fait me paraît, dans cet ordre d'idées, absolument significatif.

GARSTANG (78), FABRE-DOMERGUE et BIÉTRIX (48, 88) et tous ceux qui étaient convaincus de la nécessité de nourrir en quelque sorte mécaniquement et précocement les embryons de Poissons marins, ont utilisé l'agitation de l'eau pour introduire directement dans leur bouche et sans intervention de leur part, les particules nutritives en suspension. Les résultats ont été bien meilleurs, mais faut-il les attribuer exclusivement à l'alimentation ainsi assurée précocement ?

Il est difficile de l'admettre puisque FABRE-DOMERGUE et BIÉTRIX, avant l'application de l'agitation, avaient offert en abondance et vainement, une nourriture parfaitement appropriée à leurs alevins. Mais l'agitation a un autre effet que de porter la nourriture aux larves ; elle renouvelle aussi la surface libre, permet une oxygénation plus intense et plus rapide de l'eau. N'a-t-on pas alors le droit de penser que c'est cette oxygénation seule qui a permis à l'animal, sorti de son marasme asphyxique, de digérer et d'assimiler la nourriture qu'on lui offrait ?

L'agitation de l'eau est donc utile et bienfaisante non pas seule-

ment parce qu'elle évite à la jeune larve l'effort de chercher sa nourriture, mais *d'abord et surtout* parce qu'elle facilite le renouvellement de l'oxygène de l'eau et assure une alimentation oxygénée plus large.

Les mêmes auteurs ont cherché à expliquer la fragilité embryonnaire et la tolérance relative post-larvaire de leurs élèves, vis-à-vis des conditions de la captivité d'élevage, par des différences dans le *mécanisme* de la respiration dans les deux cas. Chez les jeunes larves, la respiration, à peu près exclusivement cutanée, se ferait mal parce que les vaisseaux sont encore rares; tandis que chez les individus plus évolués, les branchies avec une circulation plus active assureraient la respiration d'une manière plus parfaite.

Je ne puis admettre un seul instant cette explication. Ce n'est pas le mécanisme respiratoire qui est en jeu ici, c'est l'*intensité respiratoire* qui est différente dans l'un et dans l'autre cas.

L'activité respiratoire des animaux marins n'est nullement réglée par la complication plus ou moins grande de leurs systèmes circulatoire et respiratoire.

VERNON a montré (41^{bis}) que, rapportée à un même poids de tissu sec, l'intensité de la respiration des animaux pélagiques les plus inférieurs en organisation, dépourvus de tout appareil respiratoire ou circulatoire, était infiniment plus considérable que celle des Vertébrés et de l'Homme.

En particulier, un simple Protozoaire, le *Collozoum*, possède une activité respiratoire représentée par le chiffre 6,2, quand celle de l'Homme est représentée par 0,4; elle est donc plus de 15 fois plus grande.

Il est certain que l'activité respiratoire des larves *même dépourues de vaisseaux et de branchies*, doit être bien plus considérable que celle des individus ayant acquis la forme et les caractères de l'adulte.

Et c'est parce que chez ces derniers, l'intensité nouvelle, plus faible, est peut-être compatible avec les conditions défectueuses de la captivité d'élevage, qu'on observe une tolérance plus grande. Il doit même y avoir une chute assez brusque de cette activité au moment de la transformation définitive de la larve en forme adulte, et j'espère bien arriver à vérifier expérimentalement, par des mesures directes, ces prévisions auxquelles les faits déjà connus donnent un caractère d'extrême probabilité, sinon d'absolue certitude.

Ces difficultés rencontrées dans l'élevage artificiel des larves de

Poissons marins n'avaient jamais été signalées dans la Pisciculture d'eau douce. La Piscifactory marine fut, dès le début, obligée d'étudier des méthodes spéciales, de créer une technique nouvelle.

Les Poissons marins sur lesquels portaient la nouvelle expérimentation, tout en ayant une organisation extrêmement voisine de celle des poissons d'eau douce, réagissaient très différemment vis-à-vis des milieux, avaient une biologie profondément distincte. Quelques-unes de ces différences peuvent être très simplement présentées dans le tableau comparatif suivant :

POISSONS D'EAU DOUCE.	POISSONS MARINS.
Activité respiratoire faible.	Activité respiratoire considérable.
Captivité normalement supportée.	Captivité pathologique difficilement supportée.
Maturité simultanée des éléments sexuels.	Maturité successive des éléments sexuels.
Oufs de fond.	Oufs flottants.
Eclosion et développement artificiels faciles.	Eclosion et développement artificiels très difficiles.

Il existe, ainsi qu'on le voit, une opposition remarquable dans les divers phénomènes biologiques présentés par les deux catégories d'animaux. Ces différences dans la manière de réagir dépendent-elles les unes des autres? Sont-elles hiérarchisées? Y en a-t-il qui soient la cause ou la conséquence des autres?

Je répondrai affirmativement à toutes les questions. L'expérimentation directe m'a permis de démontrer que les régimes respiratoires étaient très différents dans les deux cas. Je conclus provisoirement que ce qui est vrai pour les adultes est *a fortiori* vrai pour les embryons et les œufs chez lesquels les différences doivent s'accuser davantage encore.

Et n'est-il pas remarquable de rencontrer, précisément chez les types à respiration faible, des œufs de fond, et, chez les types à respiration active, presque toujours des œufs pélagiques, vivant dans les couches fortement et rapidement oxygénées de la surface? N'est-ce pas une sorte de confirmation du rôle capital, et en quelque sorte déterminant, de l'activité respiratoire, que cette captivité si facilement supportée par les uns, si mal supportée par les autres, aussi bien pour les embryons que pour les adultes?

L'importance de ces faits respiratoires que j'ai établis le premier

n'échappera point. Ils ont, en particulier, une répercussion considérable sur les méthodes de la Piscifaculture marine.

Si on veut obtenir des larves et des alevins capables de vie, se développant normalement, il est de toute nécessité d'entretenir rigoureusement leurs besoins respiratoires qui sont leurs seuls besoins, au début, leurs besoins les plus importants ensuite. Il ne faut pas qu'ils puissent asphyxier, si légèrement que ce soit, avant d'avoir faim. Et, quand une alimentation leur est nécessaire, les résultats de celle-ci sont subordonnés à la satisfaction préalable des besoins respiratoires.

L'alimentation oxygénée doit devenir la préoccupation capitale dans les opérations piscicoles, et il faut l'assurer rationnellement et exactement. L'empirisme des premiers expérimentateurs n'est plus admissible maintenant. Il doit être remplacé par des procédés sûrs, exactement appropriés à chaque espèce. Ces procédés auront une base solide : *La mesure directe de l'activité respiratoire des œufs et des larves*, et un moyen de contrôle, un critérium certain d'exactitude : *la constance de l'oxygénation de l'eau au taux normal*.

Quand on connaîtra la quantité d'oxygène que doit consommer 1 gramme ou 1 kilogramme d'œufs ou d'alevins dans une heure, on saura avec quelle vitesse disparaît cet oxygène dans un volume d'eau donnée et par conséquent avec quelle vitesse il faut la restituer. On pourra ainsi calculer *la vitesse utile* du renouvellement de l'eau courante, l'intensité de l'insufflation d'air ou de l'agitation, ou la valeur de plusieurs de ces éléments réunis, pour assurer une restitution complète à chaque instant.

Le moyen simple, qui permettra de vérifier si cette condition est bien réalisée, sera l'analyse fréquente des gaz dissous dans l'eau. J'ajoute que ces mesures (de physiologie respiratoire et chimique) sont dorénavant indispensables et doivent faire nécessairement partie de toutes les opérations piscicoles.

Mon appareil peut être monté et installé partout, sans moteur et sans pression d'eau, avec un peu d'habileté et beaucoup de patience. Et quant aux analyses, elles peuvent être faites, soit par la méthode volumétrique et l'extraction par la pompe à mercure, soit par la méthode purement chimique de SCHUTZEMBERGER. D'ailleurs, la pompe à mercure et la balance de précision deviennent des instruments de plus en plus indispensables dans les laboratoires de biologie marine. Dans les recherches de piscifaculture, en particulier, ils sont

des instruments de première nécessité que les piscifacteurs manieront comme l'épiciier sa Roberval ou le distillateur son alcoomètre.

La nécessité d'oxygéner l'eau *exactement* apparaîtra, je pense, comme suffisamment démontrée. Restent les moyens pratiques de réaliser cette oxygénation. Pour éviter des répétitions, j'en parlerai seulement à propos de la Pisciculture proprement dite.

B) Pisciculture proprement dite. — En décembre 1866, dans le *Bulletin de la Société Zoologique d'Acclimatation*, LÉON VIDAL, après avoir déploré que les procédés de multiplication artificielle des Poissons d'eau douce ne fussent pas applicables aux Poissons de mer, ajoutait :

« Le fretin de certaines espèces abonde ; ce qu'il faut étudier, c'est »
» le moyen d'élever ce fretin ; ce qu'il faut savoir, c'est la nature de »
» l'alimentation propre aux diverses espèces *domesticables*, c'est la »
» température moyenne nécessaire à leur existence et les moyens »
» de les préserver contre les effets funestes des températures »
» extrêmes ; c'est encore la densité du milieu qui leur convient le »
» mieux, la profondeur et le degré de renouvellement de ce milieu ».

Depuis cette époque, la Pisciculture marine a été créée et a déjà donné des résultats appréciables, pour un certain nombre d'espèces. Elle progressera certainement et arrivera à la fabrication artificielle, méthodique et sûre, des alevins de tous les Poissons comestibles.

Les alevins ainsi produits pourront recevoir deux destinations :

Ou bien ils seront immergés immédiatement pour ensemençer directement les rivages appauvris, les divers districts de pêche. C'est l'usage exclusif qu'on en a fait jusqu'à maintenant.

Ou bien, et seulement pour les espèces *domesticables*, on pourra poursuivre leur élevage jusqu'à la taille de consommation.

VIDAL (6 et 7) avait parfaitement réussi à élever le fretin, capturé et artificiellement nourri, de deux espèces très estimées : le Loup et le Muge.

Les Loups, très accommodants au point de vue de la nourriture, arrivaient à acquérir, au bout de 5 ans, un poids de 1.500 à 2.000 gr. Les Muges, mis dans des viviers-cages à l'état d'alevins, atteignaient en trois ans une taille de 0^m,35 centimètres.

Les procédés de VIDAL, plus ou moins modifiés, repris aujourd'hui, donneraient certainement des résultats remarquables. Etant donné

un endroit convenable, suffisamment abrité de l'action destructive des vagues, situé à proximité d'une embouchure de cours d'eau ou dans un chenal naturel, l'installation de viviers-cages ne nécessiterait que des frais minimes et il suffirait ensuite de nourrir convenablement les jeunes Poissons.

L'opération ainsi comprise et ainsi conduite est le type des opérations de pisciculture industrielle, parce qu'elle n'exige qu'un matériel simple et peu coûteux et que les résultats obtenus une première fois en sont largement rémunérateurs.

On pourrait même, dans certains cas et pour les très jeunes alevins, dans les premiers temps de l'élevage, substituer aux viviers-cages fixés sur le fond de la mer, des viviers-cages flottants, dont le fond serait, comme les parois latérales, formé par des toiles métalliques appropriées.

Ici, on n'a pas à se préoccuper de l'importante question respiratoire. Si l'installation des viviers-cages est faite dans un endroit judicieusement choisi, les courants naturels ou le balancement des vagues suffisent à renouveler rapidement l'oxygène consommé dans l'eau et à entraîner les déchets. L'une des plus grandes difficultés, sinon la plus grande, de l'élevage des Poissons marins se trouve ainsi supprimée.

A côté de celui que je viens d'indiquer brièvement, il est un autre mode d'élevage possible. Je veux parler de l'élevage dans des bassins étanches où l'eau ne peut être que partiellement renouvelée. La difficulté respiratoire domine de nouveau la scène, mais je ne la crois pas insurmontable. La nécessité de la résoudre compliquera, certes, les opérations. Elle nécessitera des installations, des appareils qui pourront être plus ou moins onéreux, mais la possibilité d'une solution satisfaisante ne fait pour moi aucun doute.

D'ailleurs, ce mode d'élevage sera toujours, très probablement, d'une utilisation très spéciale et assez restreinte. Il devra être réservé à l'éducation des reproducteurs nécessaires à l'alimentation en œufs des Piscifactures. Ce sera le procédé qu'il faudra adopter pour avoir sous la main, dans de bonnes conditions, les éléments génitaux qui devront être ensuite incubés et développés artificiellement.

Il est donc absolument nécessaire d'assurer d'une manière satisfaisante l'alimentation oxygénée des animaux dans ce cas. Le nombre des individus qu'on introduira dans un volume d'eau déterminée

sera tel qu'avec le procédé d'oxygénation artificielle adopté, la teneur de l'eau en oxygène reste constante et normale.

L'entretien oxygéné de l'eau pourra être obtenu par trois procédés distincts ou par des combinaisons de plusieurs d'entre eux.

Un premier procédé consistera à établir à travers la masse liquide un courant d'eau tel que le volume d'eau qui passe par heure, contienne en dissolution précisément la quantité d'oxygène consommée dans le même temps par les animaux. (Le poids total et l'activité respiratoire de ceux-ci étant, bien entendu, préalablement déterminés et connus). Le courant d'eau devra arriver par le fond et autant que possible par plusieurs orifices, et le trop plein se déverser par la surface. La supériorité de cette disposition sur celle qui consiste à amener l'eau en chute libre au-dessus de la surface stagnante du bassin est évidente.

Un second procédé sera l'agitation de l'eau. Cette agitation devra être suffisante pour renouveler incessamment la surface de contact de l'eau avec l'air atmosphérique de manière à faciliter la redissolution de l'oxygène au fur et à mesure de sa consommation. Avec un bassin de volume donné, contenant une population aquatique donnée et un instrument d'agitation déterminé (par exemple, un axé à palettes animé d'un mouvement de rotation) on pourra déterminer expérimentalement quelle vitesse de rotation il faut imprimer à cet axe pour que l'oxygénation de l'eau se maintienne sensiblement invariable.

Un troisième procédé consistera à insuffler de l'air très divisé dans la masse de manière à augmenter les points de contact et à réaliser la même condition que précédemment. Cette insufflation d'air pourra être obtenue soit au moyen d'une machine insufflante actionnée par un moteur quelconque ; soit, si on dispose d'une pression d'eau convenable, par le jeu de trompes à eau particulières.

J'ai imaginé et expérimenté en petit dans les aquariums le modèle suivant qui produit une aération remarquablement intense et d'une répartition très uniforme.

Un tube *a* (fig. 1) bifurqué dans un plan, porte à chacune de ses extrémités une trompe ordinaire *b*. Les deux trompes sont reliées, toujours dans le même plan, par un tube continu, deux fois coudé, percé sur sa partie horizontale *cd* de nombreux trous. Ces trous sont régulièrement espacés et situés sur la même génératrice. L'appareil entier représente une sorte de cadre qu'on immerge dans

l'aquarium à aérer. La longueur des côtés $b c b d$ est établie de telle sorte que le côté $c d$ repose sur le fond et que les trompes se trouvent au-dessus de la surface libre.

Dans ces conditions, on obtient une série de pinceaux coniques et verticaux de fines bulles d'air, et l'écartement des trous qui leur livrent passage doit être tel que les bases de tous ces cônes deviennent tangentes au niveau de la surface libre. Les trompes b doivent fonctionner à l'eau de mer et, si on ne dispose que d'une faible réserve d'eau, être à faible débit.

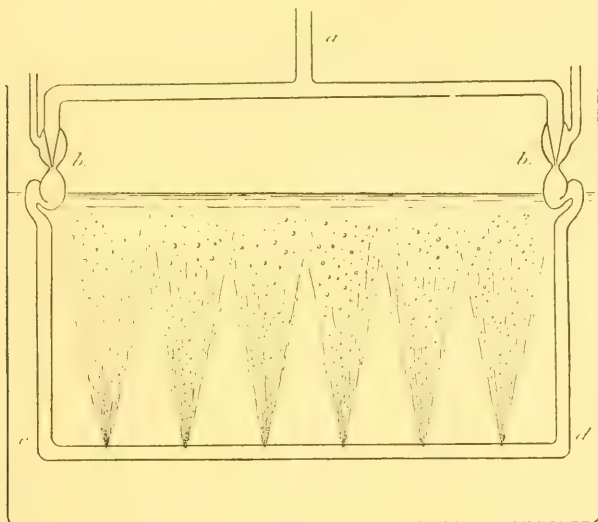


FIG. 1.

On vérifie, par l'analyse, si l'aération ainsi produite est suffisante. Il faut qu'elle soit suffisante, mais il est inutile qu'elle soit exagérée. Les questions d'économie ne doivent jamais être perdues de vue dans ces opérations. Dans le cas où cette aération est insuffisante on installe dans le même aquarium un, deux ou plusieurs autres cadres semblables, successivement, jusqu'à ce que le but soit largement et sûrement atteint.

Je crois qu'on pourrait facilement adapter cet appareil aux grands bassins d'élevage. Il suffirait de construire des modèles en verre ou même métalliques, inattaquables par l'eau de mer et de dimensions appropriées à celles du bassin.

Ce système d'aération a le très grand avantage de faire jaillir du fond une quantité considérable d'air très divisé qui traverse toute l'épaisseur de la masse liquide, oxyde les déchets organiques, purifie l'eau, provoque un certain brassage de la masse et entretient constante la quantité d'oxygène dissous.

L'un quelconque de ces 3 moyens pratiques principaux pourra être avantageusement employé suivant les ressources locales et l'installation dont on disposera. Il arrivera même souvent qu'un procédé mixte pourra donner le plus économiquement et le plus commodément de bons résultats. Ce sera affaire d'adaptation pure et simple, variable selon les lieux et les circonstances.

Dans tous les cas, et j'y insiste encore, ils permettront, isolés ou associés, un réglage précis, capable de réaliser les conditions *nécessaires et suffisantes* d'une oxygénation constante de l'eau.

L'activité respiratoire normale de la population aquatique sera toujours préalablement mesurée avec soin et l'empirisme n'aura plus aucune place dans la question capitale de l'alimentation oxygénée des Poissons marins captifs.

CONCLUSIONS

Les mesures respiratoires directes rapportées dans ce travail ont été effectuées dans des conditions toujours définies, avec un appareil capable de reproduire très approximativement, soit les conditions naturelles de la vie libre, soit les conditions des diverses captivités.

Les résultats quantitatifs ainsi obtenus ont permis de dégager un grand nombre de faits nouveaux relatifs à la Physiologie respiratoire des Poissons marins libres ou captifs.

Les principaux de ces faits peuvent s'énoncer comme suit :

I. — Il existe une relation étroite entre l'activité respiratoire des Poissons — et, très probablement, de tous les animaux aquatiques — et la rapidité avec laquelle l'oxygène de l'atmosphère peut se dissoudre dans les divers milieux aquatiques où se fait une consommation continue de ce gaz.

C'est ainsi que l'expérience montre de la manière la plus nette que les Poissons des eaux douces, plus ou moins stagnantes, possèdent une activité respiratoire faible. Les Poissons marins, vivant dans les couches superficielles toujours fortement agitées, ont une activité respiratoire beaucoup plus considérable. Quelques autres Poissons, d'habitat variable, ont accusé une plasticité respiratoire très remarquable. Leurs échanges respiratoires sont susceptibles de variations assez étendues, le quotient respiratoire demeurant sensiblement constant.

Dans les milieux aquatiques naturels, il s'établit pour une température, une pression, une surface de contact et une population déterminées, un régime permanent tel que l'oxygène, consommé respiratoirement dans l'eau, puisse être réabsorbé par la surface libre dans le même temps et que l'oxygénation de l'eau se maintienne constante à un taux déterminé.

Ce taux varie assez peu dans la nature, au moins pour les eaux de surface immédiatement en contact avec l'atmosphère. Il est plus faible dans les couches profondes. Mais si la teneur de l'eau en oxygène est relativement peu variable, il n'en est pas de même de la vitesse avec laquelle, pour un abaissement déterminé de ce taux, le déficit peut être comblé. Ici il existe des différences très importantes suivant l'état de stagnation ou d'agitation de l'eau, suivant la profondeur, etc. Et l'expérience montre que les Poissons à activité respiratoire considérable sont précisément ceux dont l'habitat comporte le régime le plus rapide de consommation et de remplacement de l'oxygène.

II. — Ce régime de consommation et de remplacement rapides de l'oxygène dissous dans l'eau n'est pas, en général, réalisé dans les conditions ordinaires de la captivité.

Dans l'eau des bassins, bacs, etc. habituellement utilisés, la dissolution de l'oxygène ne peut se faire que très lentement aux dépens d'une atmosphère immobile, à travers une surface libre également immobile et, le plus souvent, peu étendue par rapport à la masse totale de l'eau.

Pour que le taux de l'oxygénation se maintienne constant dans un pareil milieu aquatique où vivent des animaux, la consommation respiratoire ne pourra être que très lente également. C'est ce qui explique pourquoi les Poissons d'eau douce s'accommodent très bien des conditions, suffisantes pour eux, de la captivité ordinaire, tandis que les Poissons marins de surface, toutes choses égales d'ailleurs, y dépérissent plus ou moins rapidement.

L'expérience montre que, dans ce dernier cas, ce dépérissement a toujours pour cause une asphyxie qui peut être rapide et totale ou partielle et lente.

L'asphyxie rapide et totale est la conséquence d'un appauvrissement continu de l'eau en oxygène. C'est le cas où la consommation est trop considérable par rapport à la récupération possible dans le même temps.

L'asphyxie partielle est un état asphyxique constant, caractérisé par l'élévation du quotient respiratoire et l'abaissement de la consommation oxygénée. C'est le cas où la vitesse de consommation est peu inférieure à la vitesse de redissolution. L'eau est alors le siège d'un régime permanent ralenti d'échanges gazeux avec l'air

extérieur et ne contient qu'une proportion d'oxygène dissous toujours inférieure à la proportion normale.

Cet état asphyxique représente la *première atteinte* portée par la captivité à la vitalité des Poissons. Il a pour conséquences nécessaires des perturbations graves dans les autres fonctions végétatives, la perte de l'appétit, des maladies diverses, la fréquence et la facilité des infections parasitaires et suppuratives.

L'activité respiratoire réduite, qui exprime numériquement cette asphyxie partielle, ne paraît pas dépendre de la durée de la captivité. Des Poissons de la même espèce, placés dans de semblables conditions de captivité, mais depuis des époques différentes (1 mois, 3 mois, un an), ont leur activité respiratoire également diminuée. Cette diminution dépendrait seulement de la différence initiale entre la vitesse de consommation et la vitesse de remplacement de l'oxygène dans le volume d'eau considéré.

III. — Ce qui est vrai pour les Poissons marins captifs est vrai, a fortiori, pour les œufs et les embryons de ces Poissons dont l'activité respiratoire, non encore mesurée, est certainement, à poids égal, incomparablement plus considérable.

Pour les œufs et les jeunes embryons les besoins respiratoires sont même leurs uniques besoins végétatifs.

La Piscifaculture et la Pisciculture ne se sont encore jamais préoccupées de déterminer, d'une manière précise, la grandeur des besoins respiratoires des œufs, des embryons aux divers âges, des adultes de diverses tailles, pour chaque espèce. Ces besoins étant ignorés quantitativement, on n'a assuré leur satisfaction que d'une manière approximative et quelconque, le plus souvent insuffisante. Un grand nombre des insuccès enregistrés jusqu'à maintenant doivent être attribués à cet empirisme respiratoire.

IV. — Il existe plusieurs moyens d'établir entre l'eau et l'atmosphère un régime permanent d'échanges gazeux sensiblement égal à celui qui existe dans la nature.

a) N'introduire qu'une population captive peu nombreuse dans un volume d'eau dont la surface libre serait très considérable. Ce procédé nécessiterait une installation trop vaste et serait peu pratique.

b) Etablir dans le milieu où vivent les animaux, une circulation

permanente d'eau telle, que la quantité d'oxygène contenue dans le volume débité, dans un temps donné, soit égale ou supérieure à celle consommée par les animaux dans le même temps. La circulation devrait être d'autant plus rapide que le nombre des animaux serait plus grand et le procédé serait assez coûteux. Il est adopté cependant pour l'incubation des œufs et a donné, du reste, de très bons résultats.

c) Dans un volume d'eau surpeuplé, accélérer la redissolution de l'oxygène par l'agitation c'est-à-dire par le renouvellement incessant de la surface de contact entre l'eau et l'air. Ce procédé a été employé pour faciliter l'alimentation des alevins et mettre constamment à leur portée les particules nutritives en suspension dans l'eau. Les résultats favorables qu'il a produits sont dus principalement, non pas à cette alimentation mécanique des alevins, mais à l'établissement d'un régime plus rapide de dissolution et d'absorption de l'oxygène.

d) Dans un volume d'eau surpeuplé, augmenter la surface d'absorption par l'introduction d'air très divisé, de surface considérable, dans la masse liquide. Ce procédé est également excellent et peut être facilement réalisé avec mes cadres-trompes (fig. 2) ou avec tout autre appareil approprié.

Dans certains cas, une combinaison de ces divers moyens pourra donner, dans les diverses opérations piscicoles, des résultats meilleurs que leur usage isolé. Les conditions locales auxquelles on devra s'adapter, seront, là-dessus, le seul guide pratique.

VI. — Quel que soit le système adopté, il devra assurer l'oxygénation *nécessaire et suffisante* à l'alimentation oxygénée de la population aquatique en expérience, dans les conditions particulières de cette expérience.

Il faudra, par conséquent, commencer par déterminer les besoins respiratoires de cette population, dans ces conditions spéciales ; il faudra préalablement mesurer l'activité respiratoire des animaux sur lesquels on opère sous peine de retomber aux empirismes du début. Et il y aura un problème particulier à résoudre pour chaque animal ou groupe d'animaux à faire respirer normalement dans telles ou telles conditions de captivité.

Deux critères certains, d'un emploi facile, permettront toujours

de se rendre compte si les conditions respiratoires normales sont respectées dans chaque cas. Ce sont :

1^o La constance du quotient respiratoire, critérium de santé des animaux ;

2^o La constance de l'oxygénation de l'eau au taux normal, critérium de stabilité respiratoire du milieu.

Mon appareil de mesure respiratoire peut être facilement monté et employé partout. Avec une pompe à mercure, une balance de précision et un baromètre il représente tout l'outillage nécessaire. Les quelques déterminations que ces divers instruments permettent de faire sont devenues indispensables et doivent dorénavant être effectuées régulièrement dans tous les laboratoires de Pisciculture ou de Piscifaculture.

A l'origine de toutes les perturbations organiques dont souffrent les Poissons en captivité et comme cause première de ces perturbations, on trouve toujours une insuffisance respiratoire du milieu. La connaissance des besoins respiratoires dans chaque cas et la détermination expérimentale des procédés et réglages qui en assurent l'exacte satisfaction sont les seuls moyens scientifiques capables de réduire, pour une grande part, la période des tâtonnements en Pisciculture et de supprimer la principale difficulté qui avait trop souvent, jusqu'ici dans les laboratoires, retardé le succès des opérations Piscicoles.

(Travail fait au Laboratoire maritime de Tatihou).

Depuis le dépôt du manuscrit de ce travail, de nouvelles et très intéressantes expériences de Pisciculture, de Piscifaculture et de Homariculture ont été faites en divers pays, en Amérique principalement.

A son retour de l'Exposition de Saint-Louis, où le Gouvernement l'avait envoyé avec les autres représentants de la Science française, le maître aimable et obligeant qu'est le Professeur Giard m'écrivait qu'il avait vu là-bas de larges essais et de très beaux résultats.

L'Amérique est le pays des hardiesses et des initiatives fécondes. La vieille Europe, petitement et peureusement ratatinée dans ses

vieilles formules, rencontre maintenant dans ce pays jeune et prospère des leçons et des exemples. Il est vrai de dire que les Américains ne marchandent point les encouragements et les moyens d'action aux travailleurs. L'argent dépensé en recherches scientifiques est l'un des meilleurs placements que puisse faire un peuple ; sa prospérité, son bien-être, toute son évolution économique en sont, plus tard, profondément et heureusement modifiés.

Les succès américains actuels sont une confirmation de ce que j'ai écrit à la fin des *Préliminaires* de la deuxième partie de ce mémoire. L'Algérie est aussi un pays jeune. Il faut souhaiter qu'une production scientifique locale, plus active et plus pratiquement orientée y devienne le point de départ d'une plus large production économique et d'une prospérité à laquelle ses belles ressources naturelles lui permettent de légitimement prétendre.

Alger, le 18 février 1905.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. COSTE. — Voyage sur le littoral de la France et de l'Italie, Paris, Imprimerie nationale, 1852.
2. COSTE. — De la liberté de la mer au point de vue de l'industrie des pêches (*C. R. A. S.*, t. LIV, avril 1862).
3. SABIN-BERTHELOT. — Réservoirs de dépôt, bateaux viviers et conservation du Poisson (*Bull. de la Soc. Zool. d'Acclim.*, 1865, 24 mars).
4. O. MOQUIN-TANDON et J. SOUBEIRAN. — Etablissements de Pisciculture de Concarneau et de Port de Bouc (*Bull. de la Soc. Zool. d'Accl.*, 16 juin 1865).
5. RIMBAUD. — Sur la pêche cotière (*Bull. de la Soc. Zool. d'Accl.*, 26 octobre 1866).
6. VIDAL (Léon). — Education et conservation du Loup (Bar) à l'état de stabulation dans les viviers de la ferme aquicole de Port de Bouc (*Bull. de la Soc. d'Accl.*, 2^e série, t. II et t. III, pp. 636-643, 1866).
7. VIDAL (Léon). — Education et conservation du Muge (*Bull. de la Soc. d'Accl.*, 2^e série, t. IV, p. 190, 1867).
8. GRÉHANT (N.). — Respiration des Poissons (Thèse, Paris, 1869).
9. BERT (Paul). — Recherches sur la respiration des Poissons (*Mém. Soc. Biol.*, 5^e série, t. I, 1870).
10. BERT (Paul). — Action de CO² sur la Respiration des Poissons (*C. R. Soc. Biol.*, t. I, 1874).
11. BERT (Paul). — Sur l'action des hautes pressions sur la Respiration des Poissons (*C. R. Soc. Biol.*, 1873, t. V; 1874, t. I; 1877, t. IV).
12. DE BON. — Exposé de la législation sur la pêche côtière (*Statistique des pêches maritimes pour l'année 1875*).
- 12^{bis}. QUINQUAUD. — Nouvelles lois relatives à la Respiration des Poissons (*C. R. Acad. Sc.*, 1877).
13. JOLYET et REGNARD. — Recherches physiologiques sur la Respiration des animaux aquatiques (*Arch. de physiologie normale et pathologique*, 1877).
14. JOBERT. — Recherches anatomiques et physiologiques pour servir à l'histoire de la Respiration chez les Poissons (*Ann. des Sc. Natur., Zool.*, 1878).
- 14^{bis}. BOUCHON-BRANDELY. — Traité de Pisciculture, Paris, 1880.
15. ARTHUR (W.). — History of fish Culture in New-Zealand (*Trans. N. Zealand Inst.*, t. XIV, p. 180-210, 1881).
16. MAC INTOSH. — On the British Wavers (*Ann. and Mag. of natur. History*, t. XVII, 1886, p. 441-443).

17. PRINCE (E.-E.). — Early Stages in the Development of the Foodfishes (*Ann. and Mag. of natur. History*, t. XVII, p. 443, 1886).
18. PRINCE (E.-E.). — On the presence of Oleaginous spheres in the Yolk of Teleostean ova (*Ann. and Mag. of natur. History*, t. XVIII, p. 84).
19. PRINCE (E.-E.). — The significance of the Yolk in the Eggs of Osseous Fishes (*Ann. and Mag. of natur. History*, t. XX, p. 1).
20. RAFFAELE. — Li Uova gallegiante e le Larve dei Teleostei nel Golfo di Napoli (*Mittheilungen Stat. zu Neapel*, t. VIII, pp. 1-84, pl. 1-V, 1888).
21. FULTON (W.). — The Spawning and Spawning Places of marine Food Fishes (*8th. annual Report of the Fish Board of Scotland*, part. III, pp. 257-269, 1889).
22. FULTON (W.). — The Comparative Fecundity of the Fishes (*8th. annual Report of the Fish Board of Scotland*, 1890, part. III, pp. 243-269).
23. RAVERET-WATTEL. — L'aquiculture marine en Norvège (*Rev. des Sc. nat. appl.*, *Bull. de la Soc. nat. d'Acclim.*, 20 février 1890).
24. FULTON (W.). — Observations on the Reproduction Maturity and Sexual relations of the food Fishes (*10th. ann. Rep. of the Fish Board of Scot.*, 1891, part. III, pp. 232-333).
- 24bis. GOBIN (A.). — La Pisciculture en eaux salées (J.-B. Baillière, 1891).
25. WILLAMSON. — On the rate of Growth of certain marine Fishes (*11th. ann. Rep. of the Fish Board of Scott.*, 1892, pp. 265-273).
26. RAMSAY-SMITH. — On the Food of Fishes (*10th. ann. Rep. of the Fish Board of Scott.*, 1892, pp. 211-232).
27. PETERSEN (Joh.). — On the Biology of our Flat-Fishes and on the Decrease of our Flat Fishes Fisheries (*Fishera-Beretning for 1893-94*. Travaux de la station danoise de Biologie, IV).
28. FULTON (W.). — An Experimental Investigation on the migrations and Rate of Growth of the Food Fishes (*11th. ibid.*, 1893, part. III, pp. 176-196).
29. CANU (E.). — Ponte, œufs et larves de Poissons osseux utiles ou comestibles observés dans la Manche (*Annales de la Station aquicole de Boulogne-sur-Mer.*, 1^{re} série, t. I, part. II, 1893, pp. 117-132, pl. VII à XIX ; et 2^e série, t. II, part. I, 1894, pp. 63-72, pl. V à VI).
30. ROCHÉ (G.). — La Crise sardinière et les sciences biologiques maritimes (*Rev. gén. des Sc.*, 1893, t. IV, p. 308).
31. DANNEVIG (H.). — The influence of the Temperature on the Development of the Eggs of Fishes (*13th. Annual Report of the Fishery Board of Scotland*, 1892, pp. 147-152).
32. DANNEVIG (H.). — *14th. Ann. Rep. of the Fish Board of Scotland*, 1895.
33. DANNEVIG (H.). — On the Rearing of the larval and post larval Stages of the Plaice and of the flat-Fishes (*15th. Ann. Rep. Fish. B. of Scotland*, pp. 175-192, 1895).
34. NIELSEN. — A new Mode of Hatching (*Ann. Rep. of the New Foundland Department of Fisheries for 1894*, p. 31, 1894).
35. V. HENSEN und C. APSTEIN. — Die Nordsee-Expedition 1895 des Deutschen Seefischerei-Vereins, in wissenschaftliche Meeresuntersuchungen Kommission (2. v. V. der deutch Meere in Kiel, neue Folge, B. II, Heft 2, pp. 1-98, pl. I-XX).

36. MAC INTOSH (W.-C.). — The St-Andrews marine Laboratory (*Bull. de la Soc. Centrale, d'Aquiculture et de pêche*, Paris, 1895, t. VII, pp. 109-131. Bibliographie des travaux de cet auteur sur les Poissons marins).
37. — MAC INTOSH. — The Eggs of Fishes (*Nature*, t. XXXI, pp. 334-336, 56, 555, 557).
38. OSIN (Amédée). — Recherches sur l'histoire de la Sardine en Vendée (*Revue des Sc. nat. de l'Ouest*, 1895).
39. ROCHÉ (G.). — L'Etat actuel de l'Industrie française des pêches maritimes (*Rev. Gén. des Sc.*, 1895, p. 109).
40. CUNNINGHAM (J.-L.). — The natural History of the marketable marine Fishes of the British Islands, London 1896.
41. EHRENBaum. — Eier und Larven von Fischen der deutschen Bucht (*Wissenschaft Meeresuntersuchung. v. d. Kommission z. w. U. der Deutschen Meere in Kiel*, t. II, Heft I, 1896).
- 41bis. VERNON. — Les échanges respiratoires chez les Invertébrés marins (Extr. in *Année biologique*, 1896).
42. BAUDOUIN (M.). — La Pisciculture marine (*Rapport au Congrès international des pêches maritimes des Sables d'Olonne*, septembre 1896).
43. FULTON (W.). — Etat actuel de la Pisciculture marine (*Rev. Gén. des Sciences*, 15 mars 1896, p. 246).
44. FABRE-DOMERGUE. — Le régime de la Sardine (*Rev. Gén. des Sciences*, 1896, p. 429).
45. BATAILLON. — La courbe respiratoire de l'œuf de Poisson et la mécanique de l'extension du blastoderme (*C. R. Acad. Sc.*, 1896).
46. BATAILLON. — Evolution de la fonction respiratoire chez les embryons d'Amphibiens et de Téléostéens. (*C. R. Soc. Biol.*, 1896).
47. MALARD. — Sur le développement et la pisciculture du Turbot (*C. R. A. S.*, t. 129, n° 3, page 181-183).
48. FABRE-DOMERGUE et BIÉTRIX. — Recherches biologiques applicables à la pisciculture marine sur les œufs et les larves des Poissons de mer et sur le Turbot (*Ann. des Sc. nat., Zool.*, 1897).
49. BEAN TARLETON (H.). Notes upon New-York Fishes received at the New-York aquarium, 1895-1897 (*Bull. Amer. Mus. Nat. His.*, vol. 9, Art. XXIV, p. 327-375).
50. GRASSI (B.) et CALANDRUCCIO (S.). — Riproduzione e metamorfosi delle Anguille con 8 figg. (*Giorn. Ital. di Pesca e Aquicult.*, 1897, n° 7 et 8) (Extr. monet. Zool. Ital., 8 Ann., n° 11, p. 233-234).
51. ROCHÉ (G.). — La culture des mers en Europe : Pisciculture, Pisciculture, Ostréiculture, Paris, Félix Alcan, 1897.
52. KOPSCH (Fr.). — Ueber die Ei-Ablage von *Scyllium canicula* in dem Aquarium der Zoologischen Station zu Rovigno (*Biol.-Centralblatt*, 17 Bd., N° 24, p. 885-893, 1897).
53. BULLO (G.-S.). — Le acclimatazioni nella piscicoltura marina (*Gior. Ital. di Pesca e aquicult.*, Ann. I, N° 10, p. 304-307; et N° 11, p. 329-333, 1897).
54. BLANCHON (H.-L.-Alph.). — Manuel pratique de pisciculture, p. 325, Paris, libr. Mulo, 1898.

55. PEUPION. — Traité pratique de Pisciculture, Paris, Berger-Levrault, 8°, VIII, p. 657, 1898.
56. SCHULTE VON BRUHL. — Der Goldfish (*Carassius auratus*) und seine Pflege, Wiesbaden, durch Fischerei-Director G. Hartmann, 8°, 16 pages, 1898.
57. FABRE-DOMERGUE et BIETRIX. — Rôle de la vésicule vitelline dans la nutrition larvaire des Poissons marins. (*C. R. Soc. Biol.* (10), t. V, N° 15, p. 466-468, 1898).
58. ADAM (G.). — Vorkommen von Seefischen in süßen Gewässern (*Naturwiss. Wochenschr.*, 13 Bd., N° 35, p. 417-418, 1898).
59. HEUSCHER. — Corregonen im Aquarium (*Allgem. Fischerei Zeitung*, 23 Jhg., N° 12, p. 203-205, 1898).
60. COUVREUX (E.). — Etude sur la respiration des Poissons. — Mécanisme respiratoire chez les Cyclostomes, avec 2 fig. (*Ann. Soc. Linn.*, Lyon, N. S., t. XLIV, p. 104-109, 1898).
61. COUVREUX (E.). — The Physiology of the Salmon in fresh Water-By FRANCIS-D. BOYD, JAMES-C. DUNLOP, A. LOCKHART GILLESPIE, G. LOWELL GULLAND, E.-D.-W. GREIG, S.-C. MAHALANOBIS, M.-J. NEWBIGIN and D.-NOEL PATON. — Under the Direction of D. NOEL PATON (*Journ. of Physiology*, vol. 22, 1898, p. 333-350).
62. SEURAT (G.). — La résistance vitale des Poissons. (*Rev. Sc.* (4), t. XI, N° 12, 1899).
63. HAACK. — Erbrütung von Eiern ohne Brutapparate (*Allg. Fisch. Zeitung*, 24 Jhg., N° 7, p. 113-114, 1899).
64. JAFFÉ. — Erbrütung von Eiern ohne Brutapparate (*Allg. Fisch. Zeitung*, 24 Jhg., N° 8, p. 129-130, 1899).
65. FATIO (V.). — Distribution, adaptation et variabilité des Poissons en Suisse (*Bull. Soc. Zool. France*, t. XXIV, N° 2, p. 35-45, 1899).
- 65bis. FATIO (V.). — Congrès international de pêche maritime et aquiculture marine, Dieppe 1898, Paris, libr. Challamel, 1899.
66. KUNSTLER (J.). La pisciculture devant les pouvoirs publics, Bordeaux, 8°, p. 24, 1899.
67. BORODINE (N.). — Die Kunstliche Verbrütung der russischen Stor (*Acipenser Guldenstädtii*) im Uralflutz (*Allg. Fisch. Zeitg.*, 24 Jhg., N° 19, p. 337-338 ; et *Revue internationale de pêche et de pisciculture*, 1899).
68. HARRINGTON (N.-R.). — Respiratory and Breeding Habits of Polypterus. — Abstr. (*Science*, N.S. Vol. 9, N° 218, p. 314-315, 1899).
69. NORDGAARD (O.). — Entwicklungsversuche mit Lachseiern im Salzwasser Referat (*Allg. Fisch. Zeitg.*, 24 Jhg., N° 17, p. 299-300, 1899).
70. FEDDERSEN (Arth.). — Regenbogenforellen im Salzwasser (*Allg. Fisch. Zeitg.*, 24 Jhg., N° 19, p. 341 ; et aussi N° 23, p. 401-402, 1899).
71. SPENGEL (J.-W.). — Über die Fortpflanzung des Fluszaales (32. *Ber. Oberhess. Ges. Nat. u. Heilk.*, p. 138-139, 1899).
72. GIARD (A.). — Sur la réforme du service central des pêches maritimes (*Bull. Scient. France et Belg.*, t. XXXII, p. 536-550, 1899).
73. GARSTANG. — Experiments on the Artificial Rearing of Sea Fish (*Rep. 69 meet. Brit. Assoc. Adv. Sc. Dover*, p. 784, 1900).

74. PETERSEN (C.-G.-John). — Plaice (*Pleuronectes platessa*) Culture in the Limfjord Denmark (*Rep. 69 Meet. Brit. Assoc. Adv. Sc. Dover*, p. 784-786, 1900).
75. LINSTOW (O. von). — Die Fortflanzungsgeschichte des Aales (*Zeitschr. f. natur. Wiss.* (Halle), 72 Bd., 4/5 4 ft., p. 317-320, 1900).
76. BATAILLON (E.). — Recherches expérimentales sur la Lamproie (*C. R. Ac. Sc.*, t. CXXX, n° 21, p. 1413-1415. — *Extr. Rev. Scient.* (4), t. XIII, n° 23, p. 724, 1900).
77. GARSTANG (Walt.). — The Impoverishment of the sea. — A critical Summary of the Experimental and Statistical. Evidence bearing upon the Alleged Depletion of the Trawling Grounds (*Journ. mar. Biol. Assoc.*, N. S. Vol. 6, n° 1, p. 1-69, 1900).
78. GARSTANG (Walt.). — Preliminary Experiments on the Rearing of Sea Fish Larvæ (*Journ. Mar. Biol. Assoc.*, N. S. Vol. 6, n° 1, p. 70-93, 1900).
79. GIARD (A.). — Sur l'adaptation brusque de l'Épinoche (*Gasterosteus trachurus*) aux eaux alternativement douces et marines (*C. R. Soc. Biol. Paris* (10), janvier 1900).
80. OLTRAMARE. — Incubation aseptique des œufs de Salmonides (*Congrès international d'aquiculture et de pêche*, Paris, 1900).
81. KNAUTHE (Karl). — Neuere Erfahrungen in der Fischfütterung. Vortrag im « Kursus für praktische Landwirthe » und im « Brandenburgischen Fischerei Verein ». Aus dem Thier-physiol. Institut d. Kon. landwirthsch. Hochschule zu Berlin, Neudamm, J. Neumann, 1900, 8°, 22 p., 1900.
82. SCHNEIDER (G.). — Über die Fortplanzung von *Clupea sprattus* L., im Finnischen meerbusen (*Zool. Anz.*, XXV Bd., 16 décembre 1901, n° 659).
83. JOLY DE SAILLY. — L'établissement de pisciculture de Limoges, Limoges, Vve Ducourtieux, 1901 (8°, 14 p.).
84. HAACK (H.). — Die Entwicklung der Fischerei und Fischzucht während des letzten viertel Jahrhunderts (*Allg. Fisch. Zeitg.*, 21 Jhg., n° 7, p. 235-141, 1901).
85. CHAIRE (J.). — Revue de la Pisciculture et des pêches en France pendant l'année 1900 (*Rev. Intern. Pêche Pisc. St-Petersb.*, vol. 3, n° 1, p. 7-11, mars 1901).
86. PÉRARD (J.) et MAIRE. — Congrès international d'aquiculture et de pêche tenu à Paris du 14 au 19 septembre 1900, Paris, 1901, 8°, p. 600.
87. KNIPOWITSCH (N.). — Einige Resultate der wissenschaftlich-praktischen Untersuchungen an der murman-Küste in Jahre 1900 (*Rev. Inter. Pêche Pisc. St-Petersb.*, vol. 3, n° 1, mars, p. 11-12, 1901).
88. FABRE-DOMERGUE. — Sur le développement de la Sole au laboratoire de Concarneau (*C. R. A. S.*, t. CXXXII, n° 18, p. 1136-1138) — *Extr. Rev. Scient.* (4), t. XV, n° 21, p. 663, 1901).
89. BUNGARTZ (Jean). — Aquarienfische und ihre Pflege, Leipzig, K. Kaupisch, 1901, 8°, 16 p.
90. SCHIEMENZ (P.). — Die Zoologie im Dienste der Fischerei (*Tagebl. v. Intern. Zool. Congr.*, n° 8, p. 9).
91. SOLOTNIZKY (N. von). — Der russische Wels (*Silurus*) im Freiheit und in Aquarium (*Natur u. Haus*, 10 Jhg., Hft. 2, p. 45-47; et Hft. 3, p. 82-84. 1902).

92. MULLAUER (Marie). — Unsere Fische im Seewasseraquarium (*Natur u. Haus*, 10 Jhg., Hft. 3, p. 65-69, 1902).
93. HOFFBAUER. — Über den Einfluss des Wasservolumens auf das Wachsthum der Fische (*Allgem. Fischerei. Zeitg.*, 27 Jhg., n° 6, p. 103-104; et n° 7, p. 119-122, 1902).
94. HOFER (Bruno). — Die Krankheiten unserer Fische (*Allgem. Fischerei Zeitg.*, 37 Jhg., n° 5, p. 87-88, 1902).
95. BOUNHIOL (J.-P.). — Recherches biologiques expérimentales sur la Respiration des Annelides Polychètes (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, 8^e série, t. XVI, p. 1 à 133, 1902).
96. BADE (L.). — Die eingeführten nordamerikanische Werthschaftsfische für den Teich und das Aquarium; mit 9 Taf. nach Photogr. lebender Fische u. 16 Textabildgn. vom verf. Berlin, Hrm. Walther. G. m. b. H., 1902, 8° (48 p.).
97. GEYER (Hs.). — *Acerina schraetser*, ein deutscher Aquarienfische (*Natur und Haus*, 10 Jhg., Hft. 5, p. 144-146, 1902).
98. LEONHARDT (E.). — Der Gemeine Fluszaal (*Anguilla vulgaris* Flem.). Ein Beitrag zur Kenntniss seiner Naturgeschichte sowie seiner wirthschaftlichen Bedeutung, Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (E. Nagele, 1902, 8°, 56 p.).
99. BOUNHIOL (J.-P.). — Sur les conditions normales de la Respiration aquatique (*C. R. Soc. Biol.*, 1903).
100. BOUNHIOL (J.-P.) et FOIX (A.). — Sur la mesure des échanges respiratoires en milieu aquatique (*C. R. Ac. Sc.*, 1903).
101. BOUNHIOL (J.-P.). — Régime respiratoire des Poissons marins vivant en captivité (*Congrès de l'Ass. fr. p. l'Av. des Sciences, Angers*, 1903).
102. BOUNHIOL (J.-P.). — L'Aquiculture marine en Algérie (*Bull. d'ét. appliquées de l'Ecole des Sc. d'Alger*, 1904).
103. VIGUIER (C.). — Réglage de la température dans les appareils de laboratoire pour la pisciculture et l'élevage des animaux marins (*Arch. Zool. Exp., Notes et Revue*, 1904).
104. BOUNHIOL (J.-P.). — Mesures respiratoires sur les Poissons marins (*Comptes R. Acad. Sciences*, 2 janvier 1905).



TABLE DES MATIÈRES.

	Pages.
PREMIÈRE PARTIE.....	230
I. — Historique.....	230
II. — Appareils de mesure.....	232
III. — Respiration comparée des Poissons d'eau douce et des Poissons marins.....	238
IV. — Respiration des Poissons vivant alternativement en eau salée et en eau douce.....	244
V. — Relation entre l'activité respiratoire des Poissons et les conditions d'oxygénation du milieu aquatique.....	248
<i>a</i>). — Oxygène.....	249
<i>b</i>). — Anhydride carbonique.....	251
VI. — Etude respiratoire de la captivité des Poissons marins.....	254
VII. — Résultats généraux.....	269
DEUXIÈME PARTIE.....	274
I. — Préliminaires.....	274
II. — La Respiration des Poissons et les recherches piscicoles.....	277
<i>a</i>). — Piscifaculture.....	277
<i>b</i>). — Pisciculture proprement dite.....	288
CONCLUSIONS.....	293
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	299







RECHERCHES ANATOMIQUES ET BIOLOGIQUES SUR L'AUTOTOMIE ET LA RÉGÉNÉRATION CHEZ DIVERS ARTHROPODES

PAR

EDMOND BORDAGE

Directeur du Muséum d'histoire naturelle de l'île de la Réunion.

(Planche VI)

INTRODUCTION.

Les recherches qui font l'objet du présent travail ont été commencées en 1897 à l'île de la Réunion.

Dès cette époque, mon attention fut attirée sur les phénomènes d'autotomie et de régénération chez les Phasmides.

L'île de la Réunion et l'île Maurice possèdent deux superbes Phasmes appartenant aux genres *Monandroptera* et *Raphiderus* : la Monandrophtère armée (*M. inuncans* SERVILLE) et le Raphidère rugueux (*R. scabrosus* SERVILLE = *Monandroptera spinigera* LUCAS).

Chez la première espèce, la femelle est aptère et atteint jusqu'à 20 cm. de longueur sur 24 ^m/_m de largeur. Sa couleur varie d'un spécimen à l'autre : certaines femelles ont leurs téguments colorés en gris plus ou moins foncé avec des marbrures sombres ; d'autres présentent une teinte brune uniforme ; d'autres enfin sont vert pré. Le mâle, de formes moins lourdes, ne dépasse jamais 15 ou 16 cm. de longueur sur 18 ^m/_m de largeur. Il est gris verdâtre ou vert. Il

possède des élytres très rudimentaires, de la couleur du corps, et des ailes assez longues, teintées de rose pâle et de brun, munies d'un bord opaque vert.

Les spécimens de *R. scabrosus* sont de dimensions beaucoup moindres. Les femelles, dont les nuances sont absolument identiques à celles des femelles de la Monandroptère armée, atteignent au maximum 8^{cm},5 de longueur sur 11 ^m/_m de largeur. Elles sont aptères. Les mâles sont également aptères, revêtent tous une teinte gris foncé uniforme et ressemblent à de petits rameaux. Leur longueur n'est que de 6^{cm},5 ; leur largeur ne dépasse pas 4 ^m/_m.

Les deux espèces sont remarquables au point de vue de l'homochromie et du mimétisme.

La façon dont me fut révélée, chez ces Phasmes, la possibilité de l'autotomie est assez curieuse.

Etant parvenu à me procurer, pour la première fois, quelques-uns de ces remarquables Orthoptères, j'en laissai un par mégarde sur une table de laboratoire, au Musée de Saint-Denis-de-la-Réunion. Quelques instants après, m'étant aperçu de mon oubli, je revins vers la table et constatai avec surprise que l'insecte, — une énorme femelle de *M. inuncans*, — gisait sur le dos. Il se débattait violemment et avait perdu ses deux membres antérieurs que des Fourmis charriaient. Je vis que d'autres Fourmis s'étaient attaquées à un troisième membre, lequel se sépara spontanément du corps, sous mes yeux.

J'étais donc en présence de phénomènes autotomiques bien nets déterminés par les morsures de *Plagiolepis longipes* FOREL.

C'est alors que je songai à entreprendre une série de recherches dans le but d'étudier le mécanisme et de préciser les conditions de ces phénomènes.

Je ne tardai pas à constater que l'autotomie était suivie de régénération, et qu'il en était de même après des résections expérimentales opérées dans diverses régions des membres. En outre, je découvris avec surprise que les tarsi des membres régénérés étaient tétramères chez des insectes normalement pentamères.

Les larves et les nymphes de Phasmes sur lesquelles j'expérimentais sont nombreuses à la Réunion, dans la région montagneuse de l'île, entre 400 et 1.500 mètres d'altitude. On les trouve sur différents végétaux : sur les Goyaviers (*Psidium*), sur le *Bois sans écorce* (*Aphloia theaeformis*, famille des Bixacées), sur des Mille-

pertuis arborescents appelés *Bois de fleurs jaunes* (*Hypericum lanceolatum* et *H. angustifolium*), et surtout sur deux *Ericacées* dont le nom vulgaire est *Bois de Rempart* ou *Faux Mapou* (*Agauria pyrifolia* et *A. salicifolia*).

En nourrissant les insectes avec les feuilles de ces plantes, il m'était possible de les élever en captivité.

Après avoir étudié l'autotomie et la régénération chez les Phasmides, il était intéressant d'observer comparativement ces mêmes phénomènes chez les autres Orthoptères pentamères, puis chez les Orthoptères sauteurs. De 1897 jusqu'en 1902, j'ai poursuivi des recherches dans cette direction. J'ai même dû, pour généraliser certains faits ou pour établir certaines différences, examiner d'une façon rapide et tout à fait incidente les principales particularités de l'autotomie et de la régénération chez des Arthropodes autres que les Insectes, chez les Crustacés décapodes notamment.

Ainsi que je l'ai déjà dit, c'est à la Réunion que ces recherches ont été faites, du moins celles qui étaient du domaine de la morphologie et de la biologie. Quant à celles qui concernaient l'anatomie histologique, j'ai pu profiter de mon congé en France pour les mener à bonne fin, grâce aux conseils éclairés qui m'ont été prodigués au Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum, ainsi que dans l'un des Laboratoires de Zoologie de la Faculté des Sciences de Paris.

De 1897 à 1900, les résultats de mes investigations ont paru, au fur et à mesure que je les obtenais, aux Comptes rendus de l'Académie des Sciences et aux Comptes rendus de la Société de Biologie, ainsi que dans les Annales et dans le Bulletin de la Société entomologique de France.

Ce fut seulement en 1900 que je pris la résolution de réunir tous ces matériaux, de les fondre, de les compléter et de publier un travail d'ensemble, — résolution qui n'a pu être mise à exécution qu'aujourd'hui. Il est juste d'ajouter que ce retard aura été précieux puisque, grâce à lui, il m'a été permis de compléter bien des points, de remarquer nombre de détails qui m'avaient d'abord échappé.

Ce qui contribua quelque peu à me faire adopter cette résolution, ce fut l'accueil encourageant fait à ces modestes travaux par des savants éminents.

En 1899, WEISMANN les analysait longuement dans ses *Thatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration*; il en parlait aussi

dans ses cours professés ⁽¹⁾ à l'Université de Fribourg-en-Brisgau ; LÉON FRÉDÉRICQ en donnait un résumé dans différents recueils scientifiques. HERBERT SPENCER, qui m'agréait comme traducteur de la nouvelle édition de ses « *Principles of Biology* », après avoir pris connaissance de mes Notes et Communications, s'exprimait de la façon suivante dans une lettre qu'il m'adressait au début de l'année 1900 : « Had your various essays bearing upon the fundamental question of heredity reached me earlier I should have been glad to make use of them in the appendix on the inheritance of functionally caused modifications ⁽²⁾ ».

Mais, c'est avant tout grâce aux bienveillants et précieux avis de M. le professeur GIARD que ma résolution a été définitivement prise.

Dès 1897, l'éminent maître m'écrivait : « Vos recherches sur l'autotomie des Phasmides peuvent donner des résultats très importants. Joignez-y, si possible, l'étude de la régénération lorsque les amputations sont opérées sur des larves. Cette question présente un grand intérêt philosophique ».

Depuis cette époque, et malgré l'immense distance qui nous séparait, M. le professeur GIARD a suivi, de jour en jour, pour ainsi dire, les progrès de mes recherches, me guidant de ses inestimables conseils et me fournissant de précieuses indications bibliographiques. Celles de mes communications qui ont été insérées aux Comptes-rendus de la Société de Biologie avaient d'abord été présentées et mises en relief par l'éminent maître qui, dans sa propre communication intitulée « Les Régénérations hypotypiques », a insisté sur l'importance offerte, à son avis, par le fait de la tétramérie des tarsi régénérés chez les Phasmides et les Mantides.

C'est donc pour moi un bien agréable devoir que d'offrir ici à M. le professeur GIARD l'expression de ma profonde gratitude.

(1) WEISMANN. — *Vorträge über Descendenztheorie*, vol. 2, pp. 16-21.

(2) « Si vos diverses Notes concernant la question fondamentale de l'hérédité m'étaient » parvenues plus tôt, j'aurais été enchanté d'en faire usage dans l'Appendice sur l'hérédité dit des modifications dues à l'excitation fonctionnelle ». Il s'agissait alors de l'édition anglaise.

Dans l'édition française des « *Principles of Biology* », pour laquelle le regretté philosophe anglais aura pu compléter l'appendice G, seront analysées, par lui, mes idées sur le mode probable de formation de la suture fémoro-trochantérienne chez les Phasmides (voir le chapitre V du présent travail).

Cette édition française va être publiée par la maison REINWALD-SCHLEICHER. L'époque de son apparition subit un retard dans lequel le traducteur n'est pour rien.

J'adresse aussi mes remerciements à M. EDMOND PERRIER, Directeur du Muséum d'histoire naturelle, pour l'hospitalité qu'il m'a gracieusement accordée au Laboratoire d'Anatomie comparée de cet établissement scientifique. Là, les conseils les plus éclairés m'ont été prodigués, avec une inépuisable complaisance, par M. le Dr AUGUSTE PETTIT, Chef des travaux pratiques d'histologie, à qui je tiens à exprimer ma vive reconnaissance.

Je remercie également M. E.-L. BOUVIER, l'éminent professeur du Muséum, qui m'a aidé dans la détermination de certaines espèces et qui a gracieusement mis à ma disposition des spécimens d'Arthropodes dont j'avais à faire dessiner plusieurs particularités morphologiques.

Enfin, je n'oublierai pas M. J. ANGLAS, préparateur de Zoologie à la Sorbonne, qui a été l'un de mes initiateurs à la technique histologique.

Voici maintenant quelques indications rapides sur le plan qui a été suivi dans le présent travail.

Après quelques pages consacrées à l'historique du sujet viendra le chapitre où seront étudiés les phénomènes d'autotomie.

Les deux chapitres suivants (II et III) traiteront de la régénération des membres après la mutilation autotomique et après des résections expérimentales opérées à différents niveaux.

Dans le chapitre IV le processus de la régénération sera étudié au point de vue histologique.

L'influence de la fréquence des mutilations sur la localisation des régions où s'opère la régénération (loi de Lessona) sera examinée dans le chapitre V.

Enfin, dans le sixième et dernier chapitre, il sera question de certains phénomènes physiologiques observés au cours de la régénération des appendices.



HISTORIQUE.

Tandis que, dès 1710, RÉAUMUR signalait des exemples de mutilation spontanée et de régénération chez les Crustacés, il faut arriver jusqu'à nos jours pour avoir des données précises sur ces phénomènes chez les Insectes, chez les Orthoptères pentamères notamment.

En ce qui concerne les Phasmides, GUILDING, en 1804, FORTNUM, en 1845, MONTROUZIER, en 1851, et DESMAREST en 1859, avaient bien signalé la possibilité de la régénération, mais de façon incidente, sans noter le fait si curieux et si important de la tétramérie des tarsi régénérés.

En 1837, GRAY, qui n'avait certainement pas eu connaissance du travail de GUILDING, et en 1859, WESTWOOD, qui devait ignorer non seulement l'existence du travail en question, mais encore celle des travaux de FORTNUM, de MONTROUZIER et de DESMAREST, créèrent des genres nouveaux pour des Phasmides dont l'une des paires de membres présentait des dimensions de beaucoup inférieures à ce qu'elles auraient dû être normalement. Il s'agissait en réalité de spécimens ayant perdu par autotomie deux membres appartenant à une même paire. L'autotomie avait été suivie de régénération.

C'est ainsi que GRAY proposa la création du genre *Heteronemia* pour un exemplaire de *Bacteria mexicana* dont les deux pattes postérieures présentaient une brièveté remarquable. De son côté WESTWOOD créa le sous-genre *Craspedonia* pour des spécimens de *Monandropoda inuncans* dont les membres antérieurs, de dimensions réduites, possédaient des tarsi tétramères. Dans son *Catalogue of the Orthopterous Insects in the British Museum*, le même auteur a représenté un *Cyphocrania aestuans* et un *Necrosia ceramia* ayant l'un et l'autre une patte de la première paire plus petite que la patte opposée, et offrant, en outre, un tarse tétramère.

WESTWOOD est donc le premier auteur qui ait noté la présence de tarsi tétramères chez les Phasmides, normalement pentamères ; mais il a ignoré que cette particularité était consécutive à la régénération.

Il se trouvait alors que ceux des entomologistes qui avaient constaté la possibilité de la régénération des appendices n'avaient pas remarqué la tétramérie des tarsi des membres de remplacement, et que ceux qui avaient constaté des cas de tétramérie ne connaissaient pas l'existence très marquée de la faculté régénératrice chez les Phasmes.

C'est en 1897 qu'il me fut donné d'aborder la question, sans avoir pu, à cette époque, faire les moindres recherches bibliographiques. Successivement, je constatai les phénomènes d'autotomie, puis ceux de la régénération, et vis qu'à cette dernière était due la tétramérie tarsienne. Je prouvai qu'il en était de même chez les Mantides.

En 1901, un Allemand, GODELMANN, et un Français, ROBERT DE SIXÈTY, ont également étudié ces phénomènes, le premier, chez le *Bacillus Rossii*, le second, chez 7 espèces de Phasmes dont l'une, le *Bacillus gallicus*, est assez commune en France.

En ce qui concerne les Blattides, il faut remonter à 1764 pour trouver mentionnés, pour la première fois, des cas de tétramérie tarsienne. Dans un ouvrage paru cette année, l'*Histoire abrégée des Insectes*, GEOFFROY décrit le genre *Blatta* comme possédant cinq articles aux tarsi des quatre membres antérieurs, et quatre articles seulement à ceux des membres de la paire postérieure; et cependant, sur les dessins accompagnant cette description, on peut compter cinq articles pour chacun des six tarsi.

Ainsi que l'a fait récemment remarquer BRINDLEY, il y a tout lieu de supposer que, par un curieux hasard, GEOFFROY avait eu en mains, pour établir sa diagnose, un exemplaire à membres postérieurs régénérés.

L'erreur fut corrigée, en 1839, par SERVILLE. Toutefois, cet auteur ne semble pas avoir compris que, s'il n'y avait pas là un cas constant, représentant la règle, il y avait du moins une particularité remarquable, ne constituant nullement une rareté. En un mot, il semble avoir complètement ignoré l'existence réelle de tarsi tétramères.

En 1848, BRISOUT DE BARNEVILLE attire l'attention sur la présence fréquente de tarsi tétramères, chez 9 espèces de Blattes; mais il ne soupçonne pas l'origine véritable de cette disposition si curieuse.

BRUNNER, en 1865, confirme la remarque de BRISOUT, sur deux des espèces déjà étudiées par ce dernier.

Ce fut seulement trente années après, en 1894, que deux savants anglais, BATESON et BRINDLEY, au cours de recherches sur la variation

discontinue, eurent, à leur tour, l'occasion de constater des exemples fréquents de tétramérie tarsienne chez quatre espèces de Blattes. Ils ne tardèrent pas à démontrer que cette particularité était propre aux tarsi régénérés. BRINDLEY compléta ensuite les résultats déjà obtenus et présenta à la Société Zoologique de Londres, en 1897 et en 1898, deux communications du plus haut intérêt.

Afin de pouvoir comparer, dans les trois familles d'Orthoptères pentamères, les phénomènes d'autotomie et de régénération, j'ai dû, après avoir successivement étudié les Phasmides et les Mantides aborder aussi quelque peu la famille des Blattides, dont les deux principaux représentants à la Réunion sont *Panchlora maderae* et *Periplaneta americana*. Chez cette dernière espèce, 25 % des spécimens recueillis au hasard possèdent un ou plusieurs tarsi tétramères. Ce fait avait déjà été constaté par BATESON et BRINDLEY.

Les quelques recherches que j'ai entreprises sur les Blattides n'ont fait que confirmer celles des deux savants anglais que je viens de citer. Je dois cependant ajouter que j'ai en outre étudié les particularités anatomiques spéciales qui assurent l'autotomie, ainsi que le processus histologique de la régénération.

Relativement aux Orthoptères sauteurs, tout ce qui a trait à l'autotomie des membres postérieurs avait été étudié à fond par FRÉDÉRICQ, en 1886, et par CONTEJEAN, en 1890; mais il restait à élucider la question controversée de la possibilité de la régénération chez ces pattes sauteuses.

FRÉDÉRICQ et CONTEJEAN nient cette possibilité, ainsi que l'avaient déjà fait HEINEKEN, en 1829, GRABER, en 1867, et DURIEU, en 1876.

En 1892, WERNER se range à l'opinion de FRÉDÉRICQ et de CONTEJEAN. L'impossibilité de la régénération des membres postérieurs semble donc définitivement prouvée et jusqu'ici les auteurs sont d'accord.

Mais, en 1896, GRIFFINI, après avoir constaté, chez trois Acridides, une asymétrie marquée dans les dimensions des deux pattes sauteuses, en arrive à conclure que la régénération est la cause de cette inégalité; toutefois il lui est impossible de prouver le fait expérimentalement.

La même année, PEYERIMHOFF combat l'opinion de GRIFFINI. Pour lui, l'inégalité serait simplement due à un phénomène d'atrophie.

De très nombreuses expériences, menées de front sur les Locustides, les Acridides et les Gryllides, m'ont amené à conclure de façon analogue.

Tel est l'historique détaillé du sujet qui va être abordé dans les pages suivantes.



CHAPITRE I.

PHÉNOMÈNES D'AUTOTOMIE.

Les phénomènes d'autotomie sont très marqués chez les Orthoptères pentamères, chez les Phasmides surtout. Ils le sont encore davantage chez les Orthoptères sauteurs, dont les puissantes pattes postérieures se détachent du corps avec une facilité admirable.

Chez aucun de ces insectes, l'autotomie ne doit être considérée comme un acte intelligent ou instinctif. C'est, au contraire, un acte entièrement réflexe, auquel président la chaîne nerveuse abdominale et le nerf mixte de la patte.

Je partage donc complètement l'opinion de L. FRÉDÉRICQ ['83, '93] qui considère ce mode de rupture comme un acte inconscient, dans la production duquel la volonté de l'animal n'a aucune part, bien qu'HUXLEY ['81] ait pensé le contraire.

Les pages suivantes contiennent l'exposé des dispositions qui assurent l'autotomie chez les Orthoptères, comparativement à celles qui existent chez les Crustacés.

On y trouvera aussi les résultats obtenus au cours d'expériences où j'employais successivement les différents modes d'excitation (excitation mécanique, thermique et chimique).

I. — PHASMIDES.

Chez ces insectes, les dispositions qui assurent l'autotomie rappellent beaucoup celles que le professeur LÉON FRÉDÉRICQ ['82, '92^a], H. DE VARIGNY ['86] et quelques autres auteurs ont décrites chez le Crabe.

La hanche, ou coxa, est réunie au trochanter au moyen d'une articulation véritable avec membrane articulaire ; mais il n'existe pas d'articulation entre le trochanter et le fémur qui, au lieu d'être mobiles l'un sur l'autre, sont au contraire adhérents, sans qu'il y ait cependant fusion complète entre eux. Sur une section longitudinale, on aperçoit des traces de délimitation persistante entre les deux articles (fig. 1 et 20, ss').

C'est seulement après avoir constaté les phénomènes d'autotomie que j'ai remarqué cette soudure imparfaite, indiquée cependant extérieurement par un sillon circulaire. Après l'autotomie, la partie demeurée attachée au corps est de dimensions très réduites. Elle comprend la hanche, réunie par la membrane articulaire à un petit anneau qui n'est autre chose que le trochanter séparé du fémur par une cassure circulaire ordinairement des plus nettes, laquelle correspond au sillon mentionné. La partie caduque, de beaucoup la plus considérable, comprend le fémur, le tibia et le tarse.

Cette soudure du trochanter et du fémur rappelle donc absolument celle que l'on observe chez les Crabes, entre le basipodite et l'ischiopodite; la hanche ou coxa étant l'homologue du coxopodite.

L'examen de la disposition des muscles est indispensable si l'on veut comprendre le mécanisme qui amène la rupture autotomique (fig. 1).

Les muscles qui meuvent le membre tout entier (*muscle abducteur* *ab.c.*, et *muscle adducteur* *ad.c.*, de la hanche) sont complètement logés dans la cavité thoracique.

Seul leur tendon inférieur, pour venir s'attacher au bord tout à

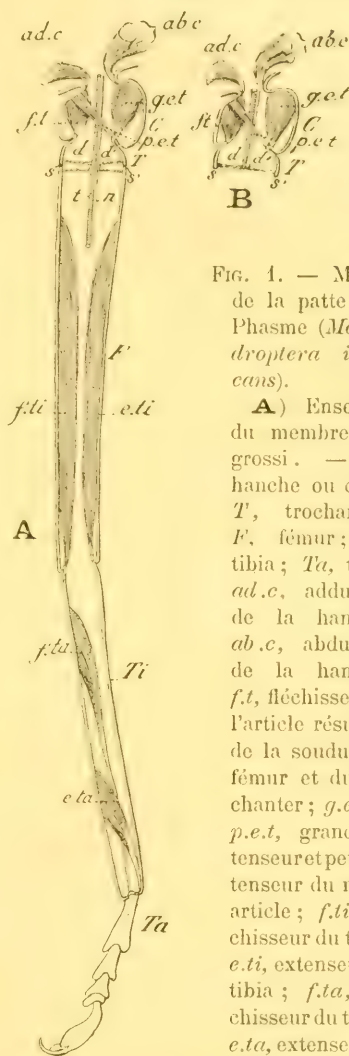


FIG. 1. — Muscle de la patte d'un Phasme (*Monandrophtera inuncans*).

A) Ensemble du membre très grossi. — C, hanche ou coxa; T, trochanter; F, fémur; Ti, tibia; Ta, tarse. *ad.c.*, adducteur de la hanche; *ab.c.*, abducteur de la hanche; *f.t.*, fléchisseur de l'article résultant de la soudure du fémur et du trochanter; *g.e.t.* et *p.e.t.*, grand extenseur et petit extenseur du même article; *f.ti.*, fléchisseur du tibia; *e.ti.*, extenseur du tibia; *f.ta.*, fléchisseur du tarse; *e.ta.*, extenseur ou releveur du tarse;

dd', membrane hémostatique; *ss'*, sillon suivant lequel s'opère la rupture autotomique; *t.*, tronc trachéen; *n.*, nerf.

B) Le moignon qui demeure en place après l'autotomie.

fait supérieur de l'étui chitineux de la hanche, est obligé de pénétrer quelque peu à l'intérieur de cet article. Les mouvements d'extension et de flexion (sur la hanche) de l'article formé par la soudure du trochanter et du fémur sont produits par trois muscles qui viennent s'attacher d'une part dans la région supérieure de la paroi interne de la hanche, tandis que leur extrémité inférieure vient se fixer à la région tout à fait supérieure de la paroi interne du trochanter, complètement au-dessus du sillon de rupture *ss'*. L'un de ces trois muscles est le fléchisseur (*f.t.*); les deux autres, le *grand extenseur* (*g.e.t.*) et le *petit extenseur* (*p.e.t.*) du trochanter et du fémur soudés ensemble.

Le dernier de ces muscles s'étend obliquement dans la cavité de la hanche.

Les autres muscles de la patte ne jouant aucun rôle direct dans l'autotomie, il n'y a pas lieu de donner ici leur description détaillée. La figure 1 en fournit l'énumération et indique leurs points respectifs de fixation.

Comme chez le Crabe, la rupture autotomique est due à un acte réflexe provoqué par excitation du nerf sensible de la patte. C'est encore la chaîne ganglionnaire abdominale qui préside à cet acte réflexe. La règle est aussi générale chez les Insectes que chez les Crustacés: chez les uns comme chez les autres, les pattes se rompent tout aussi facilement chez l'animal décapité que chez l'animal intact.

Dans les conditions habituelles, voici comment semble se produire le processus d'autotomie.

Dès qu'on irrite le nerf sensible d'une patte, on amène par voie réflexe des contractions très énergiques des muscles extenseurs (*g.e.t.* et *p.e.t.*), ce qui détermine une extension forcée du membre. Ce dernier vient alors en contact avec les parois du thorax et son mouvement d'extension se trouve par suite arrêté. Les muscles extenseurs continuant leur action, il en résulte une forte traction sur la région trochantérienne; et, comme le sillon qui existe à la limite commune du trochanter et du fémur constitue un *locus minoris resistentiæ*, cette traction violente pourra provoquer la rupture du membre suivant la ligne circulaire en question.

Chez les deux Phasmides sur lesquels j'ai étudié l'autotomie, la présence d'un point d'appui extérieur ne peut que faciliter le phénomène, mais elle n'est nullement indispensable, pour les

spécimens vigoureux, du moins. J'ai, en effet, vu se produire la rupture autotomique du membre sans que ce dernier, en extension forcée, vienne butter contre un obstacle (bords latéraux du thorax, base d'un membre voisin, etc.).

Voici de quelle façon je m'y prenais pour obtenir ce résultat.

Soulevant entre le pouce et l'index une larve de *Monandropère* ou de *Raphidère*, je la tenais suspendue par la région moyenne d'un fémur, la direction de ce dernier étant de préférence conservée verticale et la larve étant indifféremment maintenue renversée ou dans la position ordinaire. J'exerçais alors, au moyens des ongles, une pression plus ou moins énergique. Lorsque l'insecte était vigoureux, l'autotomie se produisait sur-le-champ, sans que la présence d'un point d'appui extérieur pût être constatée. Le *Phas-mide* retombait sur le sol après avoir laissé sa patte entre les doigts de l'opérateur.

Au sommet du pivot vertical représenté par le fémur, le corps de la larve oscillait de droite à gauche et réciproquement. Le mouvement produit était en quelque sorte analogue au roulis d'une barque ; il semblait résulter de contractions assez peu énergiques siégeant dans tout le corps et de contractions plus marquées des muscles qui relient la hanche au thorax (abducteur et adducteur). En aucun moment, au cours de ces oscillations, le thorax ne venait en contact avec la base du membre immobilisé. Les angles que faisait successivement ce dernier avec l'axe du corps ne dépassaient jamais, comme limites extrêmes, ceux qui correspondent aux positions de demi-extension et de demi-flexion, n'atteignant en aucune façon ceux qui représentent les positions de flexion ou d'extension forcée.

En outre, j'ai remarqué que, dans aucun cas, un point d'appui n'a été fourni par un membre voisin s'infléchissant vers le membre immobilisé et venant en contact avec lui.

Il est impossible de contrôler l'exactitude des explications qu'on serait tenter d'invoquer. Il semble cependant que le moment où se produit l'autotomie coïncide exactement avec celui où, à l'action des muscles extenseurs logés dans la hanche et se fixant d'autre part sur le trochanter, vient s'ajouter l'action du muscle abducteur qui s'insère sur la hanche d'une part et sur le thorax de l'autre ; cette dernière étant elle-même, — dans ces conditions toutes particulières, — commandée en même temps que grandement accrue grâce à l'effort puissant développé par les contractions du corps entier au

cours de ses oscillations. En un mot, la totalité des forces musculaires combinées dont dispose l'insecte, agissant avec une solidarité complète et un ensemble parfait, serait représentée par une résultante unique dont l'action s'exercerait intégralement sur l'article provenant de la soudure du trochanter et du fémur. Il en résulterait une violente traction agissant latéralement sur la région d'insertion des muscles extenseurs sur le trochanter et pouvant, grâce à l'immobilisation, par l'opérateur, de l'article considéré, amener la rupture suivant la ligne de moindre résistance qui correspond précisément au sillon circulaire.

Chez certaines espèces de Phasmides, la présence d'un point d'appui serait indispensable pour assurer l'autotomie ⁽¹⁾. Tel serait le cas pour *Bacillus Rossii*, d'après GODELMANN [101]. Cependant, ainsi que le supposait cet auteur, la disposition myologique générale du membre semble être sensiblement la même chez toutes les espèces qui constituent cette famille d'Orthoptères. J'ai constaté qu'il en était du moins ainsi pour les genres *Monandroptera* et *Raphiderus* et pour le genre *Bacillus*, ainsi que l'indique la comparaison de la figure 1 avec la figure donnée par GODELMANN (*loc. cit.*). Ce dernier me paraît alors avoir soupçonné la véritable cause en émettant la supposition que chez *M. inuncans* et *R. scabrosus*, les muscles qui meuvent le trochanter, tout en étant, dans leur ensemble, analogues à ceux de *B. Rossii*, devaient cependant présenter une certaine disposition particulière permettant de produire un plus grand effort de torsion de l'étui chitineux.

Toutes proportions gardées, les muscles extenseurs du trochanter paraissent plus développés chez les espèces étudiées par moi que chez *B. Rossii*, l'article coxal étant lui-même de dimensions un peu

(¹) Des différences semblables se présentent aussi chez les Crustacés. Tandis que, d'après FRÉDÉRICQ [92], l'autotomie serait impossible sans point d'appui chez le *Carcinus maenas*, elle pourrait, d'après DEMOOR [91], s'effectuer sans cela chez certaines espèces du moins (*Portunus depurator*, *Pilumnus listellus*, *Pachygrapsus*). Dans ces cas, d'après ce second auteur, « la présence d'un point d'appui interviendrait seulement comme adjuvant ». FRENZEL [85] partage l'opinion de DEMOOR.

Des cas d'autotomie sans l'aide d'un point d'appui se produiraient avec une admirable facilité chez *P. depurator*, *P. listellus* et chez les *Pachygrapsus*, lorsqu'on plonge brusquement ces Crabes dans l'essence de térébenthine. Les membres qui se détachent du corps ne seraient venus en aucun moment en contact avec la carapace ou avec les parois du bocal rempli d'essence de térébenthine. Les articulations seraient simplement en demi-flexion et demi-extension (DEMOOR). D'intéressantes recherches sur l'autotomie chez le Crabe sont dues à H. DE VARIGNY [86].

plus fortes et pouvant par suite loger des muscles plus puissants. Enfin, de petites différences dans les distances relatives des points d'insertion de ces muscles peuvent aussi amener de sensibles différences dans l'effort développé.

Lorsque l'autotomie vient de se produire, deux détails frappent immédiatement l'observateur : le plus souvent, la cassure de l'étui chitineux est des plus nettes, et, ordinairement, la perte de sang est très peu abondante.

A la simple inspection de la figure 1, on voit tout de suite que le plan de section autotomique ss' ne traversera, en fait de parties molles, que le nerf n et des troncs trachéens dont le principal est le tronc médian t . Aucune fibre musculaire ne sera sectionnée, car aucun muscle ne passe du trochanter au fémur.

Ce qui empêche l'hémorragie d'être abondante, c'est la présence d'une membrane obturatrice ou hémostatique, véritable diaphragme circulaire tendu à travers la lumière du tube chitineux (dd' , fig. 1 et 20). Cette membrane se compose de deux feuillets laissant un vide entre eux. Le feuillet inférieur sera entraîné avec la partie caduque du membre, lors de l'autotomie ; le feuillet supérieur demeurera appliqué sur la section du moignon (¹).

Aucun faisceau musculaire ne traverse le diaphragme, seuls, le nerf principal et les troncs trachéens franchissent cette limite et passent du trochanter dans le fémur à travers deux orifices étroits, dont le plus apparent est presque central.

C'est seulement au mois de juin 1900, que j'eus connaissance de l'existence de cette membrane, chez les Crustacés décapodes brachyures d'abord, chez les Phasmides ensuite. Voici dans quelles circonstances.

En réparant un superbe spécimen de *Cardisoma carnifex*, conservé depuis près de vingt ans dans les collections du Musée d'histoire naturelle de la Réunion, je constatai avec surprise le détail suivant sur l'un des membres antérieurs à pince énorme, qui s'était détaché du corps suivant la ligne de rupture autotomique. Chacun des orifices de section, celui du moignon demeuré en place comme celui de la partie caduque, était entièrement obturé par une sorte de diaphragme, ressemblant à l'épiphragme d'un Hélix (ou à une

(¹) La membrane hémostatique est représentée avec son aspect véritable dans la fig. 20 (chap. IV), dessinée à la chambre claire.

rondelle découpée dans du parchemin) et muni d'un orifice à peu près central. Toutes les parties molles avaient disparu du corps du Crabe, réduit à son squelette chitineux.

Je m'assurai que cette disposition était constante chez les Décapodes brachyures et je songeai ensuite à la chercher chez des spécimens secs de Phasmes. Sur les petites espèces, telles que *R. scabrosus*, il n'en restait que de faibles vestiges; le diaphragme s'était en grande partie effrité en se desséchant. Chez *M. inuncans*, on commençait à mieux juger de sa présence. Mais, quand j'en vins à porter mes investigations sur *Eurycantha horrida*, espèce à cuisses énormes, je trouvai bien en place la membrane en question.

A ce moment, je ne possédais pas la technique histologique indispensable pour rechercher la vraie nature de ce diaphragme. Quant à son rôle, il ne pouvait y avoir méprise, il assurait l'hémostase du moignon autotomisé.

Il restait à vérifier si quelque travail avait été publié à ce sujet. Les recherches bibliographiques ne me furent pas faciles. Ce n'est qu'au bout de quatre mois que les renseignements demandés me parvinrent. J'appris alors que, chez les Crustacés décapodes brachyures, l'existence de la membrane obturatrice avait été signalée dès 1885 par FRENZEL [75] et qu'elle avait été ensuite retrouvée en 1890 par ANDREWS [90], en 1892 par L. FRÉDÉRICQ [92^a], et en 1896 par WIRÉN [96].

Je sus en outre, que, chez les insectes orthoptères, le diaphragme obturateur avait été vu, dès 1874, par GRABER, qui l'avait étudié chez le Grillon, sans en comprendre le rôle. Il le décrit comme un tissu fibrilloïde servant de suspenseur aux trachées.

Après ces constatations, le fait de l'existence d'une membrane hémostatique chez les Phasmes perdait donc beaucoup de son intérêt et ne constituait nullement une particularité propre à ces Arthropodes. C'est pourquoi je renonçai à l'idée que j'avais d'abord eue, — avant de connaître ces détails, — de signaler mon observation dans une communication spéciale. Je pensai qu'il serait suffisant d'en parler lors de la publication du travail d'ensemble, après avoir été à même d'étudier histologiquement la structure et la provenance de cette production.

Sur ces entrefaites, la présence de la membrane obturatrice a été constatée, en 1901, simultanément par GODELMANN (*loc. cit.*), chez

Bacillus Rossii, et par R. DE SINÉTY [:01], chez *B. gallicus*. Ces deux auteurs en ont donné de très bonnes descriptions.

Le rôle hémostatique de cette membrane est démontré par l'expérience suivante :

On pratique l'autotomie d'un membre ; puis, après avoir constaté que la perte de sang a été peu abondante, on perfore avec la pointe d'une aiguille à dissection, la membrane qui est en quelque sorte tendue sur l'orifice de section. Il en résulte une hémorragie prolongée pouvant entraîner la mort de l'insecte.

L. FRÉDÉRICQ ['92^a] a prouvé que les choses se passaient ainsi quand l'expérience était faite sur un Crabe.

J'ai été à même de constater que la séparation, le clivage entre les deux feuillets de la membrane hémostatique, s'opérait quelquefois de façon défectueuse au moment où se produisait l'autotomie. Par suite de l'adhérence persistante, en certains points, du feuillet inférieur au feuillet supérieur, ce dernier, soumis à de violentes tractions lors de la rupture du membre, subissait des déchirures pouvant entraîner, après la chute de la partie caduque, une perte de sang abondante, quelquefois même mortelle pour l'insecte.

Je suis persuadé que, dans certains cas, malgré le parfait fonctionnement du mécanisme qui assure l'autotomie et la rupture de l'étui chitineux, la partie du membre destinée à se détacher peut cependant rester adhérente pendant plusieurs minutes, plusieurs heures ou même quelques jours, à la partie qui doit demeurer en place. Cela semble alors provenir de ce que l'étui chitineux ne s'est pas rompu sur tout son pourtour, ou bien de ce que le gros tronc trachéen et le nerf central de la patte n'ont pas été sectionnés sur-le-champ, ou enfin de ce que les deux feuillets du diaphragme ont encore conservé entre eux quelques points d'adhérence. Les choses persisteraient ainsi jusqu'au moment où, sous l'influence d'un heurt, d'un frottement suffisamment énergique de la patte sur un obstacle quelconque, il y a rupture des parties molles qui retenaient la portion caduque du membre.

Cette supposition me paraît d'autant plus admissible que, sur des spécimens des Phasmides que j'ai étudiés, j'ai pu observer des traces bien nettes de cette disjonction imparfaite après sections expérimentales opérées dans le fémur en vue d'amener l'autotomie.

Bien que la portion proximale du fémur fût demeurée en place, il était facile de constater une ligne de solution de continuité circulaire, dans la région de délimitation du fémur et du trochanter; en un mot, il n'y avait plus contact parfait entre ces deux articles qui se séparaient définitivement dans la suite. L'adhérence était certainement due à la non rupture provisoire des parties molles.

Le moment est venu d'étudier avec détail, chez les Phasmides, les phénomènes d'autotomie. Il sera d'abord question des larves et des nymphes.

A) Larves et Nymphes. — Les phénomènes d'autotomie sont déjà bien nets chez les très jeunes larves, à la sortie de l'œuf, mais ils atteignent leur maximum d'intensité pendant la période de développement comprise entre la troisième et la cinquième ou avant-dernière mue; en outre, ils sont plus marqués chez les larves femelles.

On peut déterminer l'autotomie par *excitation mécanique*, en sectionnant rapidement le fémur, en le broyant, ou en le pinçant fortement dans sa région moyenne, et de préférence dans son tiers supérieur. La rupture se produit entre le fémur et le trochanter, c'est-à-dire suivant la soudure fémoro-trochantérienne. La section est ordinairement des plus nettes et la perte de sang peu abondante, grâce surtout à la présence de la membrane hémostatique.

Le temps qui s'écoule entre l'excitation du nerf et la rupture de la patte varie depuis quelques dixièmes de seconde jusqu'à 3 ou 4 secondes. L'autotomie peut quelquefois être pratiquée sur les six membres d'une même larve. Le plus souvent, les membres se séparent du corps sans contractions musculaires bien apparentes et sans la nécessité d'un point d'appui. Les membres antérieurs, dont le haut de la cuisse est très aminci, sont ordinairement ceux qui s'autotomisent le plus facilement.

J'obtenais l'*excitation thermique* en mettant le fémur en contact avec une allumette en ignition. Dans nombre de cas, l'autotomie se produisait après deux ou trois secondes, mais presque toujours avec moins de rapidité que lorsque j'avais recours à l'excitation mécanique.

L'*excitation chimique* était due à l'action du venin des Fourmis (1). Ce n'est pas par les tractions exercées sur le membre que ces insectes arrivent à provoquer l'autotomie, mais bien par des morsures pratiquées sur la membrane articulaire, entre la hanche et le trochanter, ou entre le fémur et le tibia. L'action d'une seule Fourmi est quelquefois suffisante. Dans certains cas, l'autotomie est immédiate ; dans d'autres cas, il s'écoule un certain temps entre le moment où la morsure est pratiquée et celui où l'amputation se produit. Ainsi, après avoir constaté la présence de Fourmis sur les membres d'un Phasme, il m'est arrivé d'enlever l'insecte en évitant soigneusement de le saisir par les pattes, afin de le soustraire à l'action de ses agresseurs. Dans ces conditions, j'ai quelquefois vu l'autotomie se produire quatre ou cinq minutes après les morsures. Elle se produisait aussi quelquefois lorsque je soulevais l'insecte légèrement, sans secousse ni pression, par l'une des pattes sur lesquelles j'avais vu les Fourmis opérer leurs morsures quelques instants auparavant. Sans la moindre contraction musculaire apparente, l'insecte abandonnait sa patte et retombait. Il semble que ce soit surtout par l'action de l'acide formique déversé dans les plaies que ces morsures provoquent les phénomènes autotomiques.

Les Fourmis ne sont pas les seuls représentants du règne animal qui soient capables de provoquer l'autotomie chez les Phasmes. J'ai eu l'occasion d'examiner de quelle façon les principaux ennemis des Monandroptères et des Raphidères attaquent ces insectes et s'en emparaient. Les ruptures autotomiques que j'ai pu constater étaient alors consécutives à des excitations mécaniques.

Ce sont les Sauriens qui m'ont donné les résultats les plus intéressants. J'ai observé la façon dont s'y prend le Galéote changeant (*Calotes versicolor*) pour s'emparer d'un Phasme. L'Orthoptère se tient sur ses longues pattes infléchies, le corps balancé de la façon la plus étrange pendant la marche et même pendant le repos, si le

(1) Parmi ces Fourmis, je dois surtout citer *Plagiolepis longipes* FOREL et *Pheidole megacephala* FABR. La première est originaire de l'Inde et a été introduite par la navigation à la Réunion, à Maurice et à Madagascar. La seconde se trouve dans toutes les régions tropicales et sub-tropicales : au Cap, à Madagascar, à Nossi-Bé, à la Réunion, dans l'Amérique du Sud, etc. Lorsque l'autotomie est produite par la morsure des Fourmis, elle est bientôt suivie d'hémorragie, si le Phasme n'arrive pas à se soustraire rapidement à ses agresseurs ; les mandibules de ces dernières perforant et arrachant en peu d'instants la membrane hémostatique.

moindre souffle d'air se fait sentir. L'abdomen est relevé et recourbé en arc de cercle. Cette disposition est surtout remarquable chez les jeunes larves. Le plus souvent, le Galéote, se précipitant sur l'insecte, le saisit par l'abdomen ou par le thorax et le dévore immédiatement. Il n'en est pas ainsi lorsque l'insecte atteint d'assez fortes dimensions et qu'il est attaqué par un Galéote de petite taille. Le plus souvent, ce dernier ne peut saisir sa proie que par un membre. Ensuite, par de petits mouvements saccadés et rapides, opérés en desserrant à peine, puis en resserrant immédiatement les mâchoires qui cheminent pour ainsi dire peu à peu en remontant le long du membre, il arrive à atteindre le corps lui-même. Jamais je n'ai pu constater que ses dents sectionnaient le fémur ⁽¹⁾. Elles s'implantent seulement plus ou moins profondément dans l'étui chitineux. L'insecte se débat et s'accroche aux objets les plus proches au moyen des griffes qui terminent le tarse. Il en résulte de très fortes tractions sur tous les membres, mais surtout sur le membre saisi. Assez fréquemment, lorsque les dents arrivent à la moitié supérieure ou au tiers supérieur du fémur (la seule région où l'on puisse par section, pincement ou broiement provoquer l'autotomie), elles peuvent déterminer ce phénomène par broiement, si elles pénètrent assez profondément à travers l'étui chitineux. Dans certain cas, après avoir ainsi abandonné un membre, l'insecte, s'il était sur une branche, se laisse tomber sur le sol. De cette façon, il arrive quelquefois à se cacher dans les herbes et à dépister son ennemi. Mais, le plus souvent, il n'agit pas ainsi et se borne à fuir devant le Galéote. Celui-ci le rejoint rapidement et renouvelle son manège qui, la plupart du temps, se termine par la mort de l'Orthoptère.

Ainsi que j'ai pu m'en assurer, les oiseaux provoquent assez rarement l'autotomie. Le plus souvent, ils tuent immédiatement les insectes en les frappant du bec à coups redoublés. J'ai surtout fait cette remarque en ce qui concerne le Martin acridophage (*Acridotheres tristis*).

J'insiste quelque peu sur ces détails parce qu'ils aideront plus tard à comprendre pourquoi les surfaces de régénération se trouvent localisées en certaines régions des appendices.

(1) Le Galéote arrive toutefois fréquemment à mutiler la partie tout à fait inférieure du membre (région tarsienne et partie inférieure du tibia), mais par traction et non par section proprement dite.

Il est enfin d'autres circonstances qui peuvent amener l'autotomie ; c'est ainsi qu'en suivant le phénomène de la mue, j'ai été frappé des violents efforts que doivent accomplir les Phasmes pour se débarrasser de leur vieille enveloppe chitineuse. Ces lourds Orthoptères, gênés par leurs longues pattes, n'y parviennent pas toujours, ce qui, alors, cause inévitablement leur mort. D'autres fois, ils sont obligés de faire le sacrifice d'un ou de plusieurs membres ; ces derniers se détachant le plus fréquemment suivant le sillon correspondant à la soudure du fémur et du trochanter, demeurent engagés dans l'ancienne enveloppe chitineuse avec laquelle ils sont rejetés. Cette mutilation est évidemment de nature autotomique. On pourrait dire alors qu'il y a *autotomie exuviale* (de *exuviae*, dépouilles). Ce serait là une forme d'autotomie *évasive* ⁽¹⁾.

Sur quelques larves de Phyllies (*Phyllium crurifolium*) provenant des îles Seychelles et transportées au Musée de la Réunion, j'ai été parfaitement à même de constater d'une façon très nette l'autotomie évasive proprement dite, ainsi que l'autotomie exuviale.

En résumé, les phénomènes d'autotomie sont très marqués chez les larves et même chez les nymphes des Phasmes, à condition toutefois que l'on expérimente sur des spécimens en pleine vigueur et non sur des spécimens venant de muer ou sur le point de muer, et présentant par suite des téguments mous et une plus ou moins grande flaccidité du corps.

B) Insectes parfaits. — Chez l'insecte parfait, l'autotomie devient plus difficile à provoquer. Je m'empresse cependant d'ajouter qu'il existe une exception pour les femelles, lorsque leur corps est devenu énormément gonflé et distendu par les œufs. A ce moment, chez les femelles du Raphidère surtout, la rupture autotomique des membres s'effectue souvent avec une remarquable facilité. Cela semble dû, en partie du moins, à la présence du puissant point d'appui offert aux membres grâce à cette distension des parois du

(1) Je me suis demandé si, dans cette rupture du membre suivant le sillon fémoro-trochantérien, il y avait, dans tous les cas, intervention réelle du réflexe nerveux. Il ne me semble pas impossible que des actions mécaniques puissent quelquefois toutes seules amener l'ablation de la patte quand cette dernière, appuyée sur un obstacle résistant, entre dans un état de tension exagérée lors des efforts excessivement violents de l'insecte. Ce qui vient à l'appui de cette hypothèse, c'est que, au cours de ces efforts, la rupture peut s'effectuer en des régions diverses de la patte.

corps tout entier ⁽¹⁾. Dans certains cas, en tenant l'insecte suspendu par un membre et en exerçant au moyen des ongles une forte pression sur la région moyenne du fémur, j'arrivais à déterminer l'autotomie, sans la moindre difficulté. Assez souvent il en était ainsi pour les cinq autres membres du même insecte. J'ai pu parvenir au même résultat en opérant des sections brusques ou des brûlures vers la région proximale du fémur.

En dehors du cas particulier offert par les femelles aux approches de la ponte et pendant la ponte, ce n'est ordinairement qu'avec d'assez grandes difficultés que, chez les Monandrophtères et les Raphidères adultes, j'ai pu déterminer l'autotomie. Il est à noter que je parle ici des spécimens observés en pleine vigueur. Fréquemment, il m'est arrivé de pincer successivement, jusqu'à les broyer entre les ongles, plusieurs membres d'un Phasme sans provoquer la rupture autotomique.

De guerre lasse, je déposais l'insecte sur une table : il se déplaçait alors avec peine, traînant les pattes mises hors d'usage, mais sans les abandonner. Dans quelques cas seulement j'ai vu, au bout de quatre à cinq minutes, d'un quart d'heure quelquefois, quelques-uns des membres endommagés se détacher nettement, non aux points broyés, mais à l'endroit où se produit normalement la rupture autotomique.

La section rapide du fémur, à quelque hauteur qu'elle fût pratiquée, ne me donnait qu'assez rarement de meilleurs résultats.

L'influence des agents thermiques a été le plus souvent inefficace. Si, dans quelques cas, la patte que je mettais en contact avec une allumette en ignition se détachait après quelques secondes, il arrivait bien plus fréquemment qu'elle se laissait carboniser jusqu'à devenir un simple moignon, sans se détacher du thorax. Il en a bien souvent été de même après l'application du procédé énergique suivant : sections rapides pratiquées successivement sur un même fémur, puis action de la brûlure jusqu'à ce que le membre soit presque entièrement carbonisé. Quelquefois même, je soulevais l'insecte par ce rudiment de membre et le secouais violemment. Il se produisait alors non pas l'autotomie, mais une déchirure de la

(1) Déjà, chez les larves femelles, cette largeur plus grande de l'abdomen et du thorax doit expliquer, de façon analogue, pourquoi l'autotomie est plus fréquente que chez les larves mâles.

membrane articulaire située entre le thorax et la hanche, ou, le plus souvent, de celle qui relie la hanche au trochanter. Cette déchirure offrait des contours très irréguliers avec une houppe de fibres musculaires détachées par traction. L'insecte ne survivait pas à une telle blessure.

L'excitation chimique due à l'action de l'acide formique, à la suite des morsures des Fourmis, se constate encore nettement sur les Phasmes adultes. En ce qui concerne l'autotomie, elle peut même quelquefois donner des résultats supérieurs à ceux obtenus par des excitations mécaniques. Je dois encore signaler ici, comme je l'ai fait au sujet des larves, l'intervalle de temps plus ou moins long qui s'écoule entre le moment où se produit l'excitation et celui où le membre se détache. Cet intervalle, qui est quelquefois inférieur à une seconde peut aller aussi jusqu'à dix ou quinze minutes.

Les résultats que peuvent donner les attaques des Sauriens et des Oiseaux sont identiques, qu'il s'agisse d'insectes parfaits ou de larves. Il serait donc inutile de répéter ce qui a déjà été dit à ce sujet.

En somme, chez les Phasmes adultes, l'autotomie se manifeste encore nettement, mais elle peut être irrégulière, capricieuse même. Souvent, elle n'est produite qu'au prix de contractions musculaires très violentes, siégeant dans tout le corps. Il en résulte quelquefois la déchirure de la membrane hémostatique, ce qui cause une perte de sang bien plus considérable que d'habitude, sous forme de grosses gouttes verdâtres. Si la coagulation ne se produit pas rapidement, et surtout si l'hémorragie se présente pour deux ou trois membres, cela suffit pour amener la flaccidité du corps et la mort de l'insecte au bout de douze à vingt heures.

II. — MANTIDES.

Les observations que j'ai faites à la Réunion sur *Mantis prasina* SERV. et *M. pustulata* STOLL, et en France sur *M. religiosa* LINNÉ, m'ont prouvé que l'autotomie se manifeste nettement chez les Mantides, mais seulement sur les membres de la deuxième et de la troisième paire. Elle est cependant moins fréquente chez ces insectes que chez les Phasmides.

La hanche ou coxa est très développée et très renflée. Elle est unie par une membrane articulaire à un trochanter de forme sensiblement triangulaire, mais il y a soudure presque complète entre le

trochanter et le fémur. C'est encore suivant le sillon correspondant



FIG. 2. — Muscles de la patte d'une Mante (*Mantis prasina*).

A) Ensemble du membre très grossi. — C, hanche ou coxa; T, trochanter; F, fémur; Ti, tibia; Ta, tarse. *ab.c*, abducteur de la hanche; *ad.c*, adducteur de la hanche; *e.t*, extenseur de l'article résultant de la soudure du trochanter et du fémur; *f.t*, fléchisseur du même article; *f.ti* et *e.ti*, fléchisseur et extenseur du tibia; *f.ta*, fléchisseur du tarse; *r.ta*, extenseur ou releveur du tarse; *ss'*, sillon suivant lequel s'opère la rupture autotomique; *t*, tronc trachéen; *n*, nerf.

B) Le moignon qui demeure en place après l'autotomie.

à cette soudure fémoro-trochantérienne que le membre se détache par autotomie ⁽¹⁾.

(1) C'est le puissant muscle extenseur (*e.t*, fig. 2) qui semble jouer le rôle principal dans l'autotomie, en amenant le membre en extension forcée et en l'obligeant à venir butter fortement contre la paroi thoracique. Il en résulte un effort de traction très violent dans la région fémoro-trochantérienne, et c'est ce qui amène la rupture suivant le *locus minoris resistentiae* constitué par le sillon.

Le mécanisme est le même chez les Blattides.

La hanche *C* (voir fig. 2) est rattachée au thorax par un *muscle abducteur* (*ab.e*) et par un *muscle adducteur* (*ad.e*) destinés à mouvoir le membre tout entier. Ces muscles sont presque complètement logés dans la cavité thoracique.

L'article résultant de la fusion du trochanter *T* et du fémur *F* est mù par deux muscles : un puissant *muscle extenseur* (*e.t*) et un *muscle fléchisseur* (*f.t*), logés l'un et l'autre dans la cavité de l'article coxal.

Les autres muscles du membre ne jouant aucun rôle direct dans l'autotomie, il n'y a pas lieu de donner ici leur description détaillée. La figure 2 en fournit l'énumération et indique leurs points respectifs de fixation.

C'est suivant le sillon représenté par la ligne pointillée *ss'* que s'opère la rupture autotomique. La cassure est des plus nettes. L'hémorragie est quelquefois assez abondante, mais elle entraîne assez rarement la mort. Cette perte de sang est due à l'absence de diaphragme hémostatique. Elle est partiellement arrêtée toutefois par le fait que les fibres qui se trouvent sectionnées subissent un léger retrait et remontent un peu à l'intérieur du fourreau chitineux du moignon demeuré en place. Elles tendent ainsi à en obstruer la lumière (voir fig. 2, B). Ces fibres appartiennent surtout au *muscle extenseur* (*e.ti*) et aussi au *muscle fléchisseur* (*f.ti*) du tibia.

Parmi les ennemis naturels des Mantides, les Fourmis et les Sauriens provoquent assez facilement l'autotomie ; les Oiseaux bien moins fréquemment, et cela pour des motifs analogues à ceux que j'ai exposés à propos des Phasmides.

Les cas d'autotomie exuviale sont assez fréquents chez les Mantides.

III. — BLATTIDES.

Chez ces insectes, les dispositions spéciales qui assurent l'autotomie sont absolument identiques à celles que l'on trouve chez les Mantides. Le trochanter est de forme sensiblement triangulaire et la hanche est encore relativement plus développée que celle des représentants du groupe précédent. La disposition des muscles de la patte est aussi sensiblement celle que nous avons décrite chez les Mantides.

Les deux espèces que j'ai pu étudier à la Réunion sont *Periplaneta americana* LINN. et *Panchlora maderae* FABR.

Les fibres musculaires qui se trouvent sectionnées lors de l'autotomie ⁽¹⁾ remontent quelque peu à l'intérieur du squelette chitineux du moignon demeuré en place et tendent ainsi à obstruer la lumière du tube ; de sorte que, malgré l'absence de membrane hémostatique, la perte de sang est ordinairement peu abondante.

Les phénomènes autotomiques sont moins nets chez les Blattides que chez les Mantides. Ils se manifestent sur tous les membres, sur ceux de la paire postérieure surtout. La cassure présente des bords très réguliers.

Au nombre des ennemis naturels des Blattides, ceux qui provoquent le plus facilement l'autotomie sont les Fourmis. Les Sauriens et les Oiseaux n'y parviennent que très rarement, les membres se trouvant en grande partie protégés contre eux par la forme large et aplatie du corps, sous lequel ils se dissimulent presque totalement. Sauriens et Oiseaux sont néanmoins de grands destructeurs de ces insectes.

L'autotomie exuviale est fréquente.

IV. — ORTHOPTÈRES SAUTEURS.

En ce qui concerne l'autotomie chez ces insectes, je n'ai rien de particulier à ajouter à ce qui a été dit par HEINEKEN [29] dès 1829, puis par LÉON FRÉDÉRICQ [86, 89] et CONTEJEAN [90].

Les énormes pattes postérieures ou pattes sauteuses sont les seules sur lesquelles s'effectue la rupture autotomique. Elles se détachent avec une facilité admirable et sans égale chez les autres Orthoptères. C'est la contraction d'un seul muscle, ou d'un petit nombre de muscles, qui provoque la rupture ; tandis que, chez les insectes que nous avons précédemment étudiés, cette rupture ne s'opère souvent qu'à la suite de contractions musculaires très énergiques, siégeant parfois dans tout le corps. J'ajouterai que, chez nombre d'Orthoptères sauteurs, le trochanter est enfoncé ou *télescopé* à l'intérieur de la hanche ou coxa, de façon à ne devenir visible qu'après enlèvement du fémur. C'est cette particularité qui avait fait croire à CONTEJEAN

(1) Comme chez les Mantides, ces fibres appartiennent au muscle extenseur et au muscle fléchisseur du tibia.

que le trochanter manquait chez *Locusta viridissima*, insecte sur lequel avaient porté ses recherches. En réalité, c'est encore suivant le sillon fémoro-trochantérien que se fait la séparation. J'ignore si la présence d'un point d'appui est indispensable (1).

J'aurai à revenir longuement sur les Orthoptères sauteurs au cours des chapitres qui traiteront de la régénération.

(1) C'est seulement chez les Phasmides que j'ai pu constater que la présence d'un point d'appui extérieur n'était pas indispensable. J'ignore s'il en est ainsi chez les Mantides et les Blattides.



CHAPITRE II.

RÉGÉNÉRATION APRÈS AUTOTOMIE.

Le plus souvent, l'hémorragie consécutive à l'autotomie n'est pas mortelle; c'est qu'il s'est formé, par coagulation du sang, une production cicatricielle revêtant l'aspect d'une sorte d'opercule et recouvrant complètement la plaie. D'abord vert foncé, cette formation ne tarde pas à prendre une coloration brune.

Dans le cas seulement où l'insecte mutilé n'a pas encore effectué toutes ses mues, la régénération est possible. C'est alors sous cette couche cicatricielle, devenue résistante et inextensible, que le jeune membre se développe, demeurant invisible jusqu'à la plus prochaine mue, au lieu de croître librement. C'est donc seulement au moment où cette mue se produit qu'il est possible de constater s'il y a eu régénération.

Pour croître à l'intérieur de l'étui protecteur formé par les parois chitineuses de la hanche et du trochanter et fermé par le disque cicatriciel, le membre de remplacement est obligé de se pelotonner sur lui-même, de s'enrouler en spirale. Des dissections fines m'ont permis de constater cette disposition chez les larves de *Monandroptera inuncans* et de *Raphiderus scabrosus*. Elle est très apparente sur les figures 3 et 4.

L'une de ces figures représente la première ébauche du membre sous forme d'une papille. La seconde correspond à un stade plus avancé. On voit le jeune appendice enroulé sur lui-même à l'intérieur de la cavité coxale.

Dans certains cas, le membre en voie de développement est simplement comprimé dans le sens de sa longueur comme le serait un ressort, ce qui détermine la formation de quelques plis transversaux. Malgré cela, l'ensemble du membre demeure sensiblement rectiligne. Cette disposition se rencontre chez des espèces du genre *Bacillus* (*B. gallicus*).

Il est intéressant de comparer le mode de développement à l'intérieur d'un étui chitineux à ce qui s'observe pour les Crustacés décapodes brachyures. Chez ces derniers, la portion qui se reforme, au lieu de croître à l'intérieur des articles demeurés en place après

autotomie, est complètement située en dehors de ces articles. Malgré cela, elle ne croît pas tout à fait libre. Elle est en effet recouverte par une membrane élastique et transparente, en forme de



FIG. 3



FIG. 4

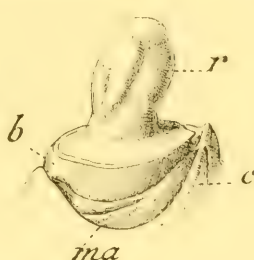


FIG. 5

FIG. 3. Mode de croissance d'un membre en voie de régénération chez un Phasme (*Monandropoda inuncans*). *h*, hanche; *t*, trochanter; *ma*, membrane articulaire; *p.c.*, production cicatricielle; *p*, papille représentant l'ébauche du membre de remplacement. (X 30).

FIG. 4. Un stade plus avancé. (X 30).

FIG. 5. Chélipède de *Geograpsus Grayi* en voie de régénération. *r*, le membre de remplacement renfermé dans une poche à parois transparentes; *c*, coxopodite; *b*, basipodite; *ma*, membrane articulaire. (X 18).

poche. Cette membrane n'est autre chose que le diaphragme hémostatique que la partie en voie de croissance a refoulé devant elle, de façon à s'en coiffer en quelque sorte (fig. 5). A l'intérieur de cette poche, le jeune membre est replié sur lui-même, ses différentes divisions étant sensiblement situées dans un même plan vertical, ainsi qu'on peut le constater grâce à la transparence des parois de la poche élastique. Ce n'est que lors de la plus prochaine mue qu'il pourra se dégager et se détendre ⁽¹⁾.

(1) Ce n'est que chez les Crustacés décapodes *brachyures* qu'il existe une vraie poche protectrice extensible. On ne la trouve ni chez les Insectes, ni chez les Arachnides, ni chez les Myriapodes. J'ai constaté le fait chez les Insectes et chez les Myriapodes (*Scolopendra borbonica*, *Scutigera*). E. SCHULTZ [98] et W. WAGNER [87, 88] l'ont vérifié chez les Arachnides (Tarentule). J'ai du reste eu l'occasion de le contrôler moi-même ensuite chez deux énormes Aranéides de la Réunion (*Olios leucosius* et *Epeira borbonica*).

Chez les Aranéides et chez les Myriapodes, le membre en voie de régénération demeure donc, comme chez les Insectes, enroulé sur lui-même et invisible jusqu'à la mue la plus rapprochée qui le délivrera.

Le plus souvent, chez les Crustacés autres que les Décapodes *brachyures*, le membre qui se reforme après autotomie croît librement et n'est, à aucun moment, enfermé dans une poche spéciale. Dans les cas où le membre ne croît pas librement, il demeure invisible sous une production cicatricielle (voir chap. IV, § III).

Au début de mes études sur la régénération chez les Insectes, j'avais pensé que la production cicatricielle était douée de quelque élasticité et pouvait, sous la pression du jeune membre en voie de croissance, se tendre et produire une saillie d'un ou deux millimètres, sous forme d'une minuscule poche protectrice devant suffire à loger l'ébauche. L'illusion avait été produite par le fait que, après le retrait des muscles, l'extrémité libre du fourreau chitineux du moignon, demeurée vide, rabattait quelque peu ses bords de façon à les ramener légèrement vers le centre de l'orifice de section, se desséchait, brunissait quelque peu en prenant la coloration de l'opercule cicatriciel, se ridait même quelquefois longitudinalement en se resserrant, ce qui amenait, par suite, un léger bombement de cet opercule. La ressemblance avec une poche faisant une minuscule saillie était surtout remarquable chez les jeunes larves de Phasmes avant leur troisième mue, alors que la chitine du fourreau du moignon, légèrement transparente, permettait d'apercevoir quelque peu le jeune membre enroulé sur lui-même. Seules des dissections fines et des coupes microscopiques m'ont permis de me rendre compte de ce qui existait en réalité. J'ai alors compris qu'une poche faisant saillie extérieurement eût été inutile dès l'instant où le jeune membre trouvait asile à l'intérieur du fourreau chitineux, grâce au retrait des parties molles.

Lorsque la mue vient de le libérer, le jeune membre, à quelques exceptions près, se déroule immédiatement de façon à devenir rectiligne et turgescit. Dans le cas où, comme cela a lieu pour quelques espèces de Phasmides, le membre était simplement comprimé dans le sens de sa longueur sans être enroulé, il n'a qu'à s'allonger en même temps qu'il se déplisse.

De noirâtre qu'il était, le jeune membre tend à prendre rapidement une coloration se rapprochant de la coloration générale de l'insecte. Tous ces changements s'opèrent à vue d'œil, avec une rapidité comparable à celle que l'on observe pour le déplissement des ailes encore humides chez les Lépidoptères, lorsque l'insecte parfait vient de quitter l'enveloppe de la nymphe ⁽¹⁾.

La rapidité de croissance des membres en voie de régénération

(1) A. THOMSON [:03] compare ingénieusement le jeune membre au moment où il surgit de sa prison (étui chitineux de la hanche ou poche extensible) à un « diable sortant de sa boîte » (the limb stretching itself out like a Jack-in-the-box).

est très variable d'une famille à l'autre. Elle est bien plus marquée chez les Blattides que chez les Mantides et que chez les Phasmes surtout. Ce qui suit servira à fixer les idées sur ce point.

Une nymphe de *Mantis prasina*, à laquelle on enlève par autotomie un membre, peut reproduire, dans l'intervalle de temps compris entre le moment de la mutilation et la mue qui viendra après, la dernière mue par suite, un nouveau membre mesurant, une fois qu'il sera devenu rectiligne une longueur de 25 $\frac{m}{m}$ (voir fig. 17). Comme le déroulement s'opère au cours de la mue, un tel membre est donc apte à rendre des services immédiats à l'insecte.

Par contre, une nymphe de *Raphidère rugueux* sur laquelle j'avais expérimenté d'une façon analogue, a reproduit, dans des conditions identiques, un membre mesurant seulement de 8 à 9 millimètres et qui, même dans le cas où il ne serait pas demeuré enroulé sur lui-même pendant quelque temps n'aurait pu, malgré tout, à cause de sa brièveté, être réellement utile au Phasme (1). Il est à noter que le spécimen de Mante et le spécimen de *Raphidère* en question étaient de dimensions sensiblement égales.

La régénération après autotomie ne se borne pas à remplacer la partie manquante, c'est-à-dire le fémur, le tibia et le tarse; il y a aussi remaniement ou plutôt refonte des parties qui constituent la hanche et le trochanter. Cela nous indique déjà que, chez les Insectes, les phénomènes de régénération ne consistent pas en un simple bourgeonnement partant de la section de mutilation. Il y aura lieu d'insister longuement sur ce point au chapitre IV qui traitera du processus histologique de la régénération.

Mais, on sera persuadé dès maintenant qu'il y a refonte de la partie demeurée en place après avoir examiné les figures 14 B, 15 et 17. Elles montrent que la hanche (*h*) d'un membre régénéré est toujours plus petite que celle du membre opposé, quand ce dernier n'a pas subi l'autotomie. Cette différence tendra à s'atténuer rapidement, ainsi qu'on pourra le constater immédiatement après chacune des mues suivantes.

(1) L'examen des dessins donnés par GODELMANN vient à l'appui de ma supposition. Ces dessins montrent que, chez *Bacillus Rossi*, bien que les membres régénérés se déroulent dès la première mue, ils sont cependant peu capables de rendre des services à l'insecte. Leur extrémité libre vient quelquefois à peine en contact avec le sol (voir notamment la fig. 14 de la planche VI, *loc. cit.*).

J'ai déjà dit dans quelles conditions il y avait eu régénération de l'un des membres postérieurs chez la Mante représentée par la figure 17. Au moment où l'autotomie fut opérée, la hanche de ce membre mesurait $6 \frac{m}{m}$ et était de dimensions absolument égales à celles de la hanche opposée. Immédiatement après la mue et le déroulement du membre régénéré, la hanche *h* de ce dernier ne mesurait guère plus de $4 \frac{m}{m}, 5$ et avait par suite diminué d'environ $1 \frac{m}{m}, 5$. La hanche opposée avait au contraire augmenté de taille, de sorte que ses dimensions dépassaient maintenant d'une façon sensible celles de la hanche du membre de formation récente. La diminution dans les dimensions de la hanche du membre de remplacement comparées aux dimensions de la hanche du membre avant autotomie, fut encore plus marquée pour le spécimen de *Monandroptera inuncans* que représente la figure 14.

Cette constatation m'apprit, avant toute dissection fine ou toute recherche histologique, qu'il s'opérait d'importantes modifications avec refonte ou « remodelage » du moignon demeuré en place. Mes prévisions ont été confirmées depuis.

Dans les pages qui vont suivre, les différences de dimensions, d'ornementation, de constitution, qui caractérisent les membres régénérés seront successivement examinées chez les différentes familles d'insectes que nous étudions.

I. — PHASMIDES.

A) Différences de dimensions. — La différence qui frappe le plus quand on compare le membre régénéré au membre de la même paire demeuré en place, c'est ordinairement la différence de longueur. Elle est le plus marquée lorsque la régénération a commencé à une époque très rapprochée de la dernière mue. Lorsque la larve a été mutilée très jeune, cette différence s'atténue de plus en plus, ce dont on s'aperçoit surtout après chaque mue. C'est ainsi que la longueur du membre régénéré peut arriver à égaler presque celle du membre correspondant demeuré en place. Il ne s'en faut quelquefois que de 3, de 2 ou même de $1 \frac{m}{m} \frac{1}{2}$.

Il y a donc accélération dans la rapidité de croissance du membre en voie de régénération. C'est grâce à cette accélération que des différences de longueur, d'abord considérables, tendent à s'atténuer.

Le fait peut être établi expérimentalement. Dans ce but, j'ai recueilli un certain nombre d'œufs de *R. scabrosus* et en ai surveillé l'éclosion. A leur naissance les larves mesuraient $12 \frac{m}{m}$ environ de longueur sur $1 \frac{m}{m}$ de largeur. Leur coloration était jaune pâle avec des bandes couleur de rouille formant autour du corps et des pattes des anneaux équidistants. Les membres atteignaient une longueur moyenne de $8 \frac{m}{m}$. On serait alors tout d'abord tenté de supposer que la plus petite différence existant entre les longueurs de deux membres appartenant à une même paire, l'un normal, l'autre régénéré après autotomie, ne puisse pas être inférieure à ce nombre de millimètres. Dans ces conditions, comment admettre qu'un membre a été régénéré après autotomie, parce que sa longueur est inférieure de $1 \frac{1}{2}$ à $2 \frac{m}{m}$ à peine à celle du membre correspondant?

J'ai alors provoqué l'autotomie sur l'une de ces larves venant de naître. La patte amputée mesurait $8 \frac{m}{m}$ et était absolument de même longueur que le membre opposé. A priori on pouvait donc être tenté de supposer que le membre régénéré serait toujours plus court d'au moins $8 \frac{m}{m}$ que le membre demeuré intact. Il n'en fut rien cependant. Immédiatement après la première mue, lorsque la larve venait de quitter sa vieille enveloppe chitineuse, j'aperçus le membre régénéré formant une petite spirale qui se déroula au bout de quelques jours et prit l'aspect des autres pattes (1). La longueur de ce membre régénéré était de $7 \frac{m}{m}$, de sorte que le membre opposé n'ayant augmenté que de $4 \frac{m}{m}$, et possédant alors une longueur de $12 \frac{m}{m}$, la différence entre les deux membres n'était que de $5 \frac{m}{m}$. Elle continua à s'atténuer. Après la deuxième mue elle était réduite à $3 \frac{m}{m}$, et après la troisième mue à $1 \frac{m}{m} \frac{1}{2}$, environ. Elle se maintint ensuite à ce chiffre. C'est la plus petite différence de longueur qu'il m'ait été possible de constater entre un membre régénéré et le membre opposé demeuré en place. Sans mensurations extrêmement précises elle était inappréciable; la coloration était

(1) Chez *Monandroptera inuncans* et chez *Raphiderus scabrosus*, le membre de remplacement ne se déroule quelquefois qu'au moment de la deuxième mue venant après la mutilation. De toute façon, tant qu'il demeure enroulé, il est à peu près entièrement dépourvu de cuticule. Certaines de ses régions sont de coloration brunâtre, vers l'extrémité terminale surtout; sa base est, au contraire, incolore et transparente. Les articulations ne sont encore qu'ébauchées sous forme de petits replis circulaires. Cette persistance de l'enroulement semblerait jusqu'ici particulière aux deux espèces citées. Elle sera probablement constatée chez d'autres espèces exotiques.

absolument identique à celle des autres membres, de sorte qu'un observateur non prévenu et ne connaissant pas la particularité offerte sous le rapport du nombre d'articles par le tarse d'un membre régénéré chez les Phasmes en question, aurait certainement pris ce membre de remplacement pour un appendice demeuré indemne de toute mutilation. Cette particularité du tarse sera étudiée un peu plus loin.

Lorsque la différence de longueur ne dépasse pas 3 ou 4 $\frac{n}{m}$, si l'on a affaire à des larves ayant déjà subi leur troisième mue, il est encore difficile de distinguer sur-le-champ le membre régénéré du membre resté en place.

L'accélération de croissance qui vient d'être signalée ne se manifeste que pendant la période de temps correspondant à deux, ou au maximum, à trois mues consécutives.

Il est intéressant de comparer entre elles les dimensions relatives des segments ou articles des membres normaux et des membres régénérés.

En considérant comme un article unique ce que donne la soudure du trochanter et du fémur, on constate que les longueurs qui correspondent aux articles d'un membre antérieur normal sont sensiblement entre elles comme les quatre nombres 1, 10, 10 et 5, chez *M. inuncans* et chez *R. scabrosus*.

HANCHE	TROCHANTER-FÉMUR	TIBIA	TARSE
1	10	10	5

Les articles d'un membre antérieur régénéré, arrivé à complet développement, offrent des dimensions relatives sensiblement égales à ces mêmes chiffres.

Ce qui vient d'être dit pour les membres de la première paire s'applique également à ceux de la deuxième et de la troisième paire, toutes proportions gardées, car les nombres 1, 10, 10 et 5 ne correspondent plus aux longueurs relatives des articles qui constituent les membres des deux paires postérieures.

Le fémur du membre antérieur régénéré présente souvent une particularité assez curieuse. Comme celui du membre antérieur normal il possède une échancrure dans laquelle la tête est pour ainsi dire encadrée lorsque l'insecte est au repos, les pattes antérieures allongées (voir fig. 9).

Sur le membre normal, l'échancrure est, dès la naissance du Phasme, constamment proportionnée aux dimensions de la tête ; la longueur de la région évidée étant à la longueur totale du fémur dans le rapport de 3 à 10 environ. Sur le membre régénéré, l'échancrure est bien plus accentuée ; la partie évidée représentant la moitié de la longueur totale du fémur. Les différences, ainsi que les variations dans la forme de l'échancrure sont très apparentes sur les figures 12, 13 et 14 (f_1). Cependant, lorsque la mutilation a eu lieu de bonne heure, l'échancrure du membre régénéré se présenterait avec les dimensions normales (fig. 9, membre antérieur régénéré r), mais j'ignore si cela est constant.

Le fémur d'un membre antérieur régénéré est souvent plus ou moins fortement coudé en son milieu (fig. 13 et 14, f_1) et quelque peu renflé à son extrémité distale. Il présente une double courbure.

Il est intéressant de suivre les modifications que subit le fémur d'un membre antérieur à partir du moment où il est mis en liberté par la mue qui vient après la régénération. Comme le reste du membre, il se montre partiellement enroulé, son extrémité proximale étant déjà déroulée. Il est encore mou et à demi-transparent. Il est d'épaisseur constante sur toute sa longueur, c'est-à-dire qu'il ne présente encore la moindre échancrure. En un mot, s'il était rectiligne, sa forme serait celle d'un prisme triangulaire. La mue qui viendra ensuite lui permettra de se dérouler complètement. Il apparaîtra avec une enveloppe cuticulaire encore mince ; l'échancrure sera nettement ébauchée, mais non définitivement arrêtée. La partie évidée sera sensiblement égale à la moitié de la longueur totale du fémur, et, détail curieux, c'est précisément grâce à cela qu'elle sera à même de loger, d'encadrer la moitié de la tête qui lui correspond. On peut dire que, d'une façon à peu près constante, le fémur d'un membre antérieur, autotomisé à partir de la troisième mue, présentera, quand ce membre se sera déroulé lors de la mue venant en second lieu après la mutilation, une longueur double de celle de la tête. La partie évidée ayant précisément pour longueur la moitié de la longueur de l'article tout entier, présentera donc les dimensions nécessaires pour loger exactement la moitié de la tête qui lui correspond.

Mais, ainsi que je viens de le dire, l'échancrure n'est encore tracée que dans son contour général. C'est une action mécanique qui achèvera en quelque sorte de la modeler aux dimensions exactes de

la tête du Phasme. En effet, lors de la marche, les contacts répétés de la tête avec le fémur, dont la chitine encore peu résistante est douée par suite d'une certaine plasticité, façonneront cet article en complétant, en précisant le contour de l'échancrure. Par des pressions répétées, la tête arrive à modeler l'empreinte de sa paroi latérale sur le fémur. C'est précisément cette action qui tend aussi à donner une forme coudée au fémur du membre antérieur régénéré.

S'il reste encore une mue à subir avant la fin du développement post-embryonnaire, voici ce que l'on constatera dès que le membre aura été délivré de sa vieille enveloppe.

Dans certains cas, la rapidité de croissance du membre régénéré, qui jusqu'ici, avait été de beaucoup supérieure à celle du reste de l'organisme, tend à se confondre avec cette dernière. Dès l'instant où la croissance du membre cesse de s'opérer avec plus de rapidité que celle des autres parties du corps, que celle de la tête particulièrement, l'échancrure du fémur demeure proportionnée aux dimensions de la paroi céphalique qu'elle doit loger.

Mais, il arrive le plus souvent que la rapidité de croissance du membre régénéré continue encore à l'emporter sur celle du reste de l'organisme. Dans ce cas, on constate que l'échancrure du fémur croît plus vite que la paroi céphalique qui lui correspond. Cette échancrure n'a alors aucune difficulté à loger, à encadrer la tête ; elle est même devenue trop grande (voir fig. 12 et 14, f_1) sans que cela ait d'ailleurs le moindre inconvénient pour l'insecte. Dans certains cas, la courbure interne s'est atténuée (fig. 12, f_1) ; mais malgré tout, la longueur de la partie évidée du fémur demeure toujours sensiblement égale à la moitié de la longueur totale de cet article.

Quelquefois enfin, pour des causes qu'il serait impossible de préciser, un membre quelconque en voie de régénération montre, dès sa première apparition, une rapidité de croissance peu marquée, et cela peut arriver pour un membre antérieur. Immédiatement après la mue qui suivra la mutilation autotomique, — le déroulement du membre antérieur régénéré s'étant complètement effectué, — on constatera que le fémur présente bien une partie évidée correspondant à la moitié de sa longueur totale, mais insuffisante cependant pour loger la tête. Dans ce cas, on assistera au modelage graduel du fémur tout entier sous la pression et les frottements répétés de la paroi céphalique. Au bout de sept ou huit jours, la

chitine du jeune membre, douée encore d'une plasticité réelle, aura été façonnée par ces actions mécaniques ; de sorte que le fémur tout entier présentera une courbure venant se mouler sur la paroi céphalique. Malgré cela, on aperçoit encore l'échancrure primitive s'étendant sur la moitié supérieure du fémur. La figure 13 (1) représente un jeune membre régénéré dont le fémur a été modifié dans sa forme générale sous les efforts mécaniques dont il vient d'être question. D'autres efforts ont aussi laissé leur trace à la partie inférieure du fémur, cachée sur le dessin : elle consiste en une légère courbure ou déformation, visible de profil seulement, et accompagnée de deux petits plis sous forme de rides transversales imprimées dans la chitine. Cette courbure a été produite par la pression trop considérable exercée par le poids du corps, lorsque, pendant la locomotion, l'insecte s'appuyait sur le jeune membre trop faible pour supporter cet effort sans fléchir en une région, et cette région est précisément celle où se constate la petite déformation indiquée (1).

B) Différences de coloration. — Au moment où s'effectue la mue qui le dégage de l'étui chitineux dans lequel il était emprisonné, le jeune membre régénéré se déplie, devient rectiligne et turgescant. La coloration brune qu'il offre au début est conservée si les téguments de l'insecte sont eux-mêmes colorés en brun ou en gris foncé. Elle pâlit de plus en plus et tend à devenir jaune ou vert pré chez les Phasmes présentant l'une ou l'autre de ces nuances comme teinte générale. Le changement de coloration s'opère en deux ou trois jours au plus ; quelquefois même, il est à peu près achevé au bout d'un jour à peine. Malgré cela, le membre de remplacement offre une teinte plus claire que celle du membre opposé demeuré en

(1) Lorsqu'on ouvre un œuf de Phasme et que cet œuf se trouve être très près du moment de l'éclosion ; on aperçoit la jeune larve pelotonnée en quelque sorte sur elle-même, les pattes antérieures repliées de telle façon que les fémurs viennent s'appliquer étroitement sur les parois céphaliques latérales dont le contour coïncide exactement avec l'échancrure fémorale. Dès ce moment, cette échancrure est déjà égale aux 3/10^{es} environ de la longueur totale de l'article.

Comme toutes les régions du corps croissent en conservant sensiblement entre elles les proportions qui existaient dès la naissance, l'échancrure, tout en demeurant constamment égale aux 3/10^{es} de la longueur totale du fémur, présente, à quelque instant qu'on la considère, la grandeur convenable pour encadrer exactement la paroi céphalique qui lui correspond.

place. Ce n'est guère qu'après une deuxième mue que sa coloration sera devenue absolument semblable à celle des autres appendices.

Ce que je viens d'exposer n'est pas constant pour tous les Phasmes, car, chez *M. inuncans* et chez *R. scabrosus*, le jeune membre de remplacement demeure enroulé un certain nombre de jours après la mue qui l'a libéré. Le plus souvent même, c'est seulement après la mue qui viendra ensuite ⁽¹⁾ que le membre régénéré apparaîtra nettement rectiligne et aura pris une coloration pareille à celle du membre opposé. Tant que l'enroulement persiste, la teinte brune est conservée, partiellement du moins, avec tendance à disparaître dans la moitié proximale de l'appendice. De plus, la chitine qui recouvre le jeune membre demeure très mince et par suite extensible.

Les figures 6 et 7 représentent deux larves de *R. scabrosus* dont les membres de la paire antérieure ont subi la régénération et



FIG. 6

FIG. 6. — Persistance de l'enroulement d'un membre régénéré (r) après la mue qui l'a libéré, chez une larve de *Raphiderus scabrosus*. (X 15).

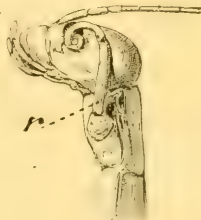


FIG. 7

FIG. 7. — Persistance de l'enroulement d'un membre régénéré (r), après la mue qui l'a libéré, chez une larve de *Raphiderus scabrosus* (la partie terminale du membre est venue s'appliquer sur l'œil de l'insecte). (X 30).

viennent d'être libérés par la mue ; leur turgescence est incomplète ; ils demeurent plus ou moins enroulés et relevés au-dessus de la tête, en simulant des cornes du plus bizarre effet, et en venant quelquefois s'appliquer partiellement sur les yeux. L'aspect d'un membre antérieur venant d'être libéré par la mue chez *M. inuncans* est représenté dans la figure 14 (A, B.).

Des différences de coloration toutes spéciales distinguent les membres régénérés des membres demeurés en place chez les Phasmes dont la teinte générale varie du gris clair au gris foncé avec taches ou marbrures noires. Les marbrures noires

(1) J'avais d'abord pensé que la spirale persistait quelquefois jusqu'à la troisième mue venant après la mutilation ; mais cela n'est pas. Seul, un cas tératologique avec persistance d'enroulement tendait à me le faire croire.

sont entièrement absentes sur les membres régénérés, qui présentent une couleur uniforme grise, tandis que les membres demeurés en place les montrent de la façon la plus nette.

Ces différences sont très apparentes chez ceux des spécimens de *R. scabrosus* et de *M. immucans* dont la coloration générale est grise. La figure 8 en rend parfaitement compte sur une femelle de *R. scabrosus* qui, à l'état de larve très jeune, avait perdu par autotomie exuviale trois membres qui furent remplacés par ceux désignés par les lettres *r, r, r*. Après régénération ces membres de remplacement sont presque parvenus, à 3 ou 4 $\frac{m}{m}$ près, à égaier, pour la longueur, les membres correspondants demeurés en place. Mais ils diffèrent grandement de ces derniers par l'absence de marbrures noires, ainsi que par le nombre des articles de leur tarse (4 articles au lieu de 5). J'aurai à revenir longuement sur ce dernier point.

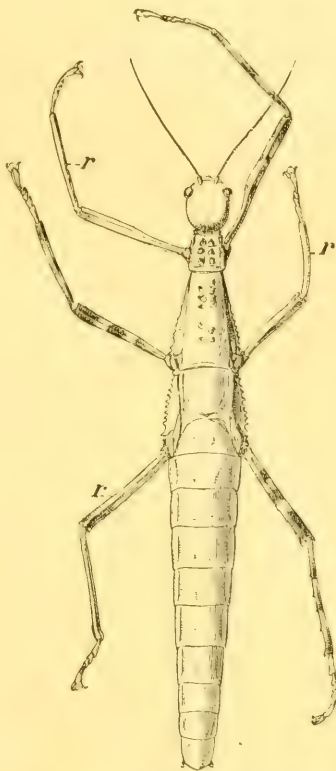


FIG. 8. — *Raphiderus scabrosus* ♀. — *r, r, r*, membres régénérés. (Grandeur naturelle).

C) Différences d'ornementation. — L'absence de marbrures qui vient d'être signalée constitue déjà une différence d'ornementation ; mais il en est de plus générales et absolument indépendantes de la coloration de l'insecte. C'est d'abord celle qui porte sur le nombre et la disposition des épines, selon qu'il s'agit d'un membre régénéré ou d'un membre constamment demeuré en place.

L'exemplaire de *M. immucans* ♀ adulte représenté par la figure 9 montre cette différence. Le tibia *ti* du membre postérieur droit qui a été régénéré possède cinq épines, tandis que le tibia *ti*₁ du membre postérieur gauche demeuré normal n'en possède que quatre, placées

de façon différente. Ces deux chiffres sont constants chez *M. inuncans* ♀ : le tibia d'un membre postérieur régénéré est muni de cinq épines au lieu de quatre, ce dernier nombre d'épines étant régulièrement atteint par le tibia d'un membre postérieur normal. Je n'ai constaté que deux ou trois exceptions à cette règle.

Une autre différence dans l'ornementation, absolument sans exception celle-là, est la suivante : Le fémur d'un membre régénéré est entièrement dépourvu des dessins en relief, figurant une série de chevrons (*c*), qui ornent la face externe d'un fémur demeuré en place (fig. 10, A).

D) Différences dans le nombre d'articles tarsiens. — Tétramérie. — Chez les 3 espèces de Phasmides sur lesquelles j'ai expérimenté (*Monandrop-tera inuncans*, *Raphiderus scabrosus* et *Phyllium crurifolium*), la régénération après autotomie a constamment donné un membre présentant un tarse tétramère au lieu d'un tarse pentamère.

Ce fait ayant été constaté par moi sur près de 1.500 spécimens, la tétramérie est certainement la règle générale pour les 3 espèces citées.

Des Phasmides avec membres régénérés à torses tétramères sont représentés par les figures 8, 9, 12, 13, 14, 15 et 16 (sur toutes ces figures les membres régénérés sont désignés par la lettre *r*).

R. DE SINÉTY (1901) dont les recherches ont porté sur *Bacillus gallicus*, *Leptynia attenuata*, *L. hispanica*, *Menexenus*

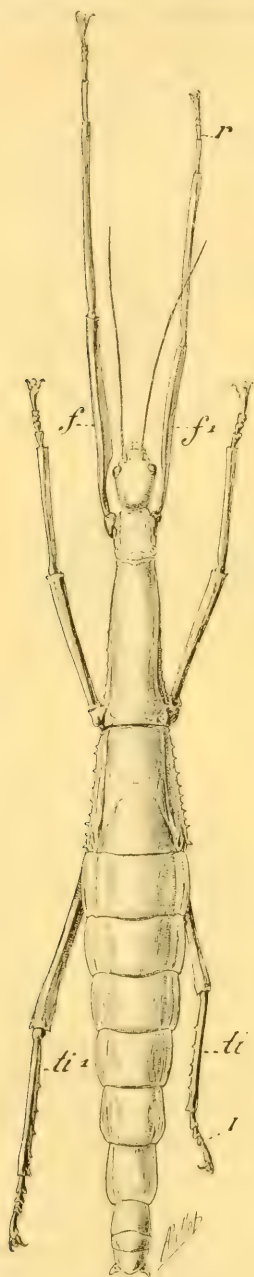


FIG. 9. — *Monandrop-tera inuncans* ♀. — *r, r*, membres régénérés. (X 3/4).

obtusospinosus, *Dixippus morosus*, *Clitumnus patellifer* et *Cuniculina arrogans*, est aussi amené à conclure que la tétramérie « est la loi générale pour les tarses régénérés ». Il ajoute cependant avoir obtenu des tarses pentamères.

Je pense que les exceptions en question ont été constatées sur des spécimens de *B. gallicus*. Une autre espèce du genre *Bacillus*, le *B. Rossii*, aurait offert quelques exceptions à GODELMANN (1). Il s'agissait alors de larves très jeunes, mutilées avant d'avoir subi leur première mue.

Quel que soit le nombre des mues qu'il reste encore à subir, la tétramérie, une fois qu'elle aura fait son apparition sur un tarse, persistera pendant toute la vie de l'insecte. Il en est de même, d'ailleurs chez les Mantides et chez les Blattides.

GODELMANN est le seul auteur qui ait cité une exception à cette règle. Une larve de *B. Rossii* ayant perdu sa patte droite antérieure lors de sa première mue, il y eut régénération entre la première et la deuxième mue. Cette régénération produisit un membre à tarse tétramère qui fit son apparition lorsque la larve mue pour la deuxième fois. Bien que n'ayant subi aucune mutilation entre la deuxième et la troisième mue, après que celle-ci l'eut dégagé de sa vieille enveloppe chitineuse, le membre serait apparu avec un tarse nettement pentamère (1).

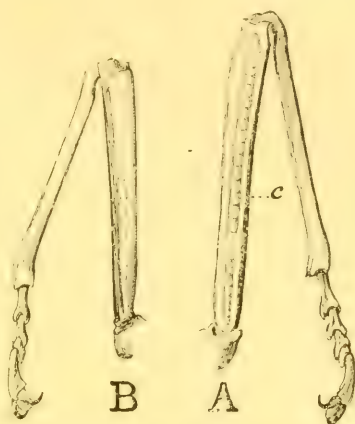


FIG. 10. — Membre postérieur normal (A) et membre postérieur régénéré (B) chez *M. inuicans* (X 2,5).

(1) Chez *Monandroptera inuicans* et chez *Raphiderus scabrosus*, ce n'est guère qu'après la deuxième mue faisant suite à la mutilation que les divisions du tarse sont nettement délimitées et que l'on peut dire au juste quel est le nombre des articles. Jusque-là, le tarse n'est encore qu'à l'état d'ébauche. Il se pourrait que dans le cas cité par GODELMANN, le tarse ait été dès sa première apparition après régénération destiné à être pentamère; la délimitation encore imparfaite des articles empêchant seule de remarquer le fait avec certitude. Puis, la division pentamère, si peu ébauchée qu'elle serait demeurée d'abord inaperçue de GODELMANN, se serait ensuite complètement dessinée. J'ignore s'il en a été ainsi, mais j'ai constaté que l'indécision au sujet du nombre d'articles tarsiens pouvait durer jusqu'à la deuxième mue.

Des mensurations précises prouvent que les articles d'un membre régénéré tétramère présentent entre eux des rapports numériques aussi constants que ceux offerts par les dimensions des articles du tarse pentamère normal.

Pour préciser davantage, comparons le tarse d'un membre normal de la 1^{re} paire chez un spécimen de *M. inuncans* ♀ adulte au tarse d'un membre régénéré de la même paire.

Si nous supposons le plus grand tarse ramené à la longueur du plus petit, la fig. 11 nous montrera alors les types comparés, avec les dimensions relatives de leurs articles.

Désignons par j_1, j_2, j_3, j_4, j_5 , les cinq articles du tarse normal, et par J_1, J_2, J_3, J_4 , les quatre articles du tarse régénéré (le numérotage partant du tibia). Le chiffre 100 représentant par convention la longueur totale de chacun des tarses, et le plus grand tarse étant supposé ramené à la longueur du plus petit, nous aurons les nombres suivants comme dimensions relatives des articles.

Tarse normal.....	{	j_1	j_2	j_3	j_4	j_5
		35.49	20.58	11.96	5.09	26.87
Tarse régénéré....	{	J_1	J_2	J_3	J_4	
		41.66	16.65	6.26	35.42	

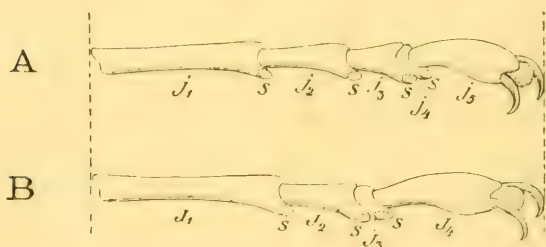


FIG. 11. — Dimensions relatives des articles d'un tarse normal (A) et d'un tarse régénéré (B) appartenant à des membres antérieurs de *M. inuncans* ♀. (× 6).

Nous voyons que, pour le tarse d'un membre régénéré de la 1^{re} paire, le 1^{er} article est encore le plus grand et que l'article terminal vient encore ensuite comme longueur. Quand on les place par ordre de grandeur décroissante, les articles du tarse normal se présentent ainsi,

$$j_1, j_5, j_2, j_3, j_4,$$

et ceux du tarse régénéré, de la façon suivante,

$$J_1, J_4, J_2, J_3.$$

Le premier article J_1 du tarse régénéré est plus grand que le premier article j_1 du tarse normal. De même l'article terminal J_4 , qui porte la pelote et les crochets, est plus grand que l'article terminal j_5 ; mais J_2 est plus petit que j_2 .

Il est à noter aussi que l'article J_3 du tarse régénéré est plus développé que l'avant-dernier article j_4 du tarse normal. Tandis que j_4 a l'aspect d'un petit anneau tordu, à moitié dissimulé entre j_3 et j_5 , l'article J_3 est bien apparent et pour ainsi dire plus massif.

Les chiffres que je viens de donner correspondent à des pourcentages. Leur ensemble nous donne, tant pour le tarse régénéré que pour le tarse normal, la moyenne établie pour 100 individus femelles et adultes de *M. inuncans*.

Les oscillations autour de ces chiffres moyens sont représentées par des quantités infinitésimales.

Chez *M. inuncans*, on constate des rapports aussi constants en ce qui concerne les articles des torses normaux et des torses régénérés appartenant aux membres de la 2^e et de la 3^e paire.

Pour les membres normaux de la 2^e paire, c'est le 5^e article j_5 qui est le plus grand. Par ordre de grandeur décroissante, les articles se rangent ainsi,

$$j_5, j_1, j_2, j_3, j_4,$$

et ceux d'un tarse régénéré de la 2^e paire, de la façon suivante,

$$J_4, J_1, J_2, J_3.$$

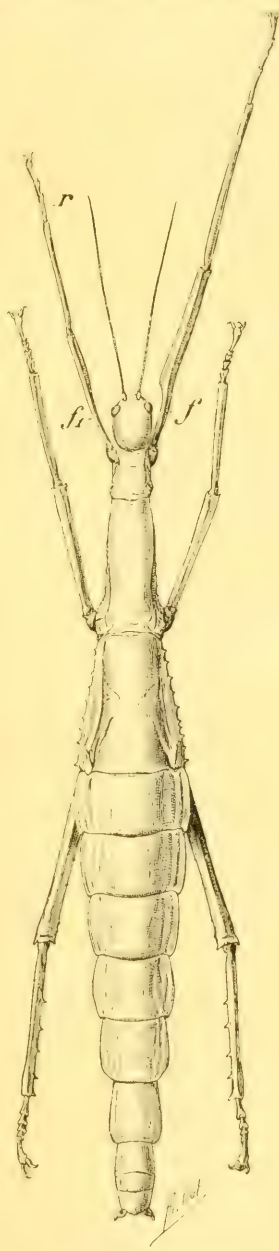


FIG. 12. — *M. inuncans* ♀. —
r, membre régénéré. ($\times 3\frac{3}{4}$).

Le 1^{er} article J_1 du tarse régénéré est plus grand que le 1^{er} article j_1 du tarse normal; l'article terminal J_4 est plus grand que l'article terminal j_5 ; l'article J_3 est plus fort et plus massif que j_4 , mais J_2 est plus petit que j_2 .

Pour les membres normaux de la 3^e paire, c'est aussi le 5^e article tarsien qui est le plus grand. Rangés par ordre de grandeur décroissante, les 5 articles d'un tarse normal se suivent ainsi,

$$j_5, j_1, j_2, j_3, j_4,$$

et les 4 articles d'un tarse régénéré forment la série suivante,

$$J_4, J_1, J_2, J_3.$$

Le premier article J_1 du tarse régénéré est plus grand que le premier article j_1 du tarse normal; mais, l'article terminal J_4 est ici plus petit que l'article terminal j_5 ; de même J_2 est plus petit que j_2 . Ainsi que cela se constate pour les membres régénérés de la 1^{re} et de la 2^e paire, l'article J_3 du tarse de la 3^e paire est plus fort et plus massif que j_4 .

Bien que, chez *M. inuncans* ♂, ainsi que chez les deux sexes de *R. scabrosus*, on trouve des rapports numériques quelque peu différents de ceux qui viennent d'être donnés pour *M. inuncans* ♀, je m'empresse d'ajouter que les proportions relatives des articles tarsiens d'un membre régénéré et des articles tarsiens du membre correspondant demeuré en place sont conservées. Par suite, si nous nous reportons à tout ce qui précède, nous pouvons généraliser de la façon suivante, en comparant des torses pentamères et des torses tétramères dont les longueurs totales soient égales :

1^o Le 1^{er} article J_1 du tarse d'un membre régénéré, à quelque paire qu'il appartienne, est toujours plus grand que le 1^{er} article j_1 du tarse du membre normal correspondant;

2^o Le 2^e article J_2 du tarse d'un membre régénéré, à quelque paire qu'il appartienne, est toujours plus petit que le 2^e article j_2 du tarse du membre normal correspondant;

3^o L'avant-dernier article J_3 du tarse d'un membre régénéré, à quelque paire qu'il appartienne, est toujours plus grand et plus massif que l'avant-dernier article j_4 du tarse du membre normal correspondant;

4° Le dernier article J_4 du tarse d'un membre régénéré est toujours plus grand que le dernier article j_5 du tarse du membre normal correspondant, quand il s'agit des membres de la 1^{re} et de la 2^e paire; mais il lui est toujours inférieur quand il s'agit de membres de la 3^e paire.

Ainsi que je l'ai déjà dit, lorsqu'il existe une différence de longueur sensible entre le tarse du membre régénéré et celui du membre opposé demeuré en place, on est obligé, pour pouvoir comparer, de supposer le plus grand tarse ramené à la longueur du plus petit, mais en conservant rigoureusement, bien entendu, les dimensions relatives, les proportions qui distinguent ses 5 articles.

Mais, lorsqu'il n'existe qu'une différence de longueur insignifiante entre les deux tarses, il n'est pas utile de prendre ce soin. A la première inspection des deux membres, on peut constater que J_4 l'emporte sur j_4 , quelle que soit la paire de membres que l'on considère. La différence qui règne entre J_3 et j_4 frappe aussi immédiatement la vue : le premier étant plus épais, plus massif que le second. Toutefois, il est bien plus difficile d'apprécier et de comparer les longueurs des autres articles.

Le tableau suivant résume tout ce qui vient d'être dit à propos des dimensions comparées des articles des tarses normaux et des tarses régénérés. Pour chacun des 3 groupes (I, II, III), les chiffres représentent les moyennes des mensurations effectuées sur 100 individus adultes de *M. inuncans* ♀.

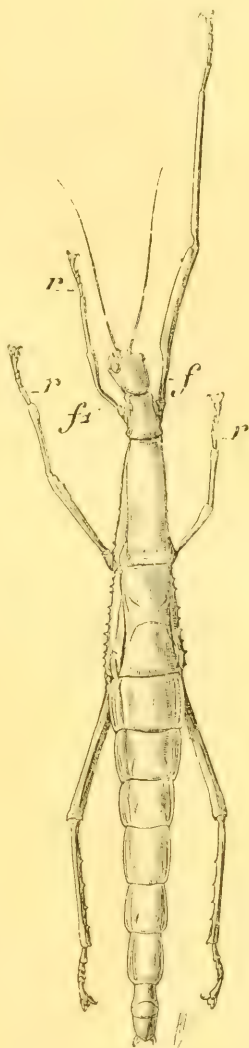
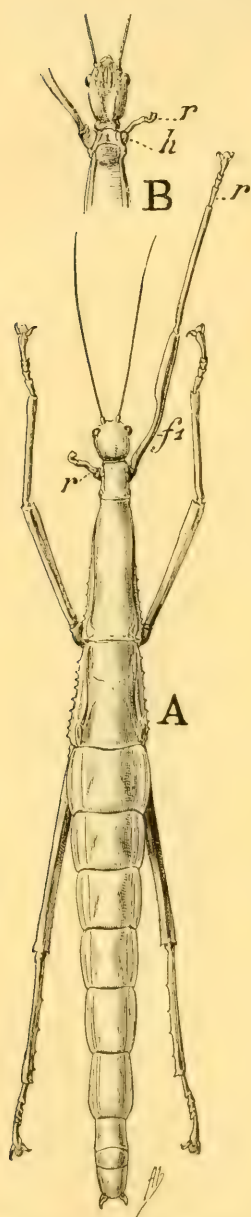


FIG. 13. — *M. inuncans* ♀. —
r, r, r, membres régénérés. (× 3/4).

Monandroptera inuncans ♀.

I.	Membres de la 1 ^{re} paire.	Tarse normal.	j_1	j_2	j_3	j_4	j_5
		Tarse régénéré.	J_1	J_2	J_3	J_4	
II.	Membres de la 2 ^e paire.	Tarse normal.	j_1	j_2	j_3	j_4	j_5
		Tarse régénéré.	J_1	J_2	J_3	J_4	
III.	Membres de la 3 ^e paire.	Tarse normal.	j_1	j_2	j_3	j_4	j_5
		Tarse régénéré.	J_1	J_2	J_3	J_4	

Il sera intéressant de comparer ce tableau à celui qui est donné plus loin et qui concerne les Blattides.

On comprendra aisément que quelques naturalistes, ignorant la faculté que possèdent les Phasmes de régénérer les membres manquants, aient été intrigués au plus haut point lorsqu'il leur a fallu opérer la détermination précise de spécimens présentant une ou plusieurs pattes caractérisées par une brièveté remarquable et par la tétramétrie du tarse.

C'est même cela qui a quelquefois valu la création de genres nouveaux pour des Phasmes dont deux des membres, symétriques et égaux après régénération, constituaient une paire avec des dimensions bien inférieures à ce qu'elles auraient dû être normalement.

Nous voyons, par exemple GRAY [37] créer le genre *Heteronemia* pour des spécimens de *Bacteria mexicana* « à membres

FIG. 14. — *M. inuncans* ♀ dont les deux membres antérieurs (*r*, *r'*) ont été régénérés. (× 3/4).

(B est un agrandissement de la partie antérieure de A, vue en dessous).

postérieurs de petites dimensions » (with small hind legs); nous voyons de même WESTWOOD [59] établir le sous-genre *Craspedomia* pour des exemplaires de *Monandroptera inuncans* dont les membres antérieurs présentaient des tarses tétramères (1).

WESTWOOD [*loc. cit.*] se trouva également très embarrassé quand il eut à classer un spécimen de *Diapherodes undulata* avec membres régénérés. Voici ce qu'il écrivait : « Cette espèce est remarquable en ce qu'elle a seulement 4 articles à ses tarses antérieurs, différant sous ce rapport de toutes les espèces connues de la famille à laquelle elle appartient ».

Il est évident que l'éminent entomologiste avait entre les mains un insecte qui, à l'état de larve, avait perdu par autotomie ses deux membres antérieurs.

Cela est encore prouvé par les mots suivants : « Les membres antérieurs sont aussi relativement bien plus courts que les autres ».

CH. COQUEREL [61], qui avait cependant étudié les Phasmides de la Réunion dans cette île même, n'avait pas reconnu non plus la véritable cause de ce fait curieux. Critiquant l'opinion de WESTWOOD, il écrivait : « Il s'agit probablement d'un vice de conformation particulier à cet individu, ou peut-être WESTWOOD a-t-il eu affaire à un insecte mutilé et rétabli par une main inhabile ».

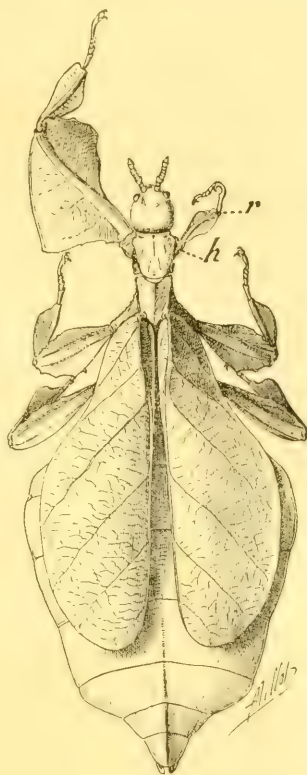


FIG. 15. — *Phyllium crurifolium* ♀. — *r*, membre régénéré. (Grandeur naturelle).

(1) Cet exemplaire venait précisément de la Réunion. Une femelle de la seconde espèce (*R. scabrosus*) qui habite cette île, a été représentée avec un tarse postérieur tétramère dans les *Notes sur l'île de la Réunion* (par MAILLARD, 1861). L'auteur du texte se rapportant à la figure, H. LUCAS, ancien assistant au Muséum de Paris, ne mentionne nullement cette particularité figurée par le dessinateur.

Ainsi que l'a fait remarquer GIARD [97], c'est à la suite de mes expériences sur *M. inuncans* et *R. scabrosus* que la variation tétramérique après régénération a été nettement démontrée pour le tarse des Phasmes, en même temps que les conditions des phénomènes d'autotomie étaient précisées.



FIG. 16. — Larve de *Phyllium crurifolium* dont un membre antérieur (r) a été régénéré. (Grandeur naturelle).

Malformations des membres régénérés. — Les cas tératologiques sont rares. Les plus apparents consistent en la torsion persistante du tibia ou du fémur, quelquefois même en la torsion de ces deux articles. Le membre demeure alors *arqué*, et il peut en résulter l'ankylose plus ou moins complète de l'articulation fémoro-tibiale.

Cette déformation du membre ne doit pas toujours être attribuée à un processus de régénération défectueux. Le plus souvent, elle provient de ce que l'insecte n'a pas été à même d'étirer complètement le membre de façon à le rendre rectiligne après l'avoir dégagé de son ancienne cuticule, lors de la mue qui vient en second lieu seulement et qui doit normalement faire perdre à l'appendice sa forme spiralee (1).

Un second type de malformation consiste en la délimitation imparfaite des articles tarsiens. Tandis que J_1 et J_4 sont presque toujours normaux, on voit quelquefois les articles intermédiaires J_2 et J_3 devenir plus ou moins fusionnés. La fusion se constate d'ordinaire à la face supérieure du tarse seulement, les deux articles en question demeurant encore distincts à la face tarsienne inférieure, celle qui porte les *soles* ou petites languettes membraneuses (2). Il arrive alors que, considéré par sa face inférieure, le tarse paraît

(1) Ces malformations se présentent d'ailleurs assez fréquemment lorsqu'un membre normal jusque là et non régénéré se dégage de son fourreau chitineux lors d'une mue. Ici encore, l'insecte n'a pas été à même d'étirer complètement le membre après avoir accroché à un obstacle ses crochets tarsiens afin de prendre un point d'appui. R. DE SINÉTY a parfaitement constaté le fait. En outre, de pareilles déformations se produisent quelquefois lors de la sortie de l'œuf, quand les téguments sont encore mous et déformables.

(2) Les soles sont partiellement visibles sur la figure 11 (s).

tétramère par suite de la présence de quatre paires de soles, tandis qu'il semble seulement trimère quand il est examiné par sa face supérieure où la fusion s'est opérée.

Au terme *fusion*, il serait préférable de substituer l'expression de *séparation imparfaite* des deux articles J_2 et J_3 lors de la régénération.

Causes paraissant empêcher la régénération. — Il n'est pas facile de déterminer avec précision les causes qui, dans certains cas, s'opposent à la régénération d'un membre autotomisé. Dans la majorité de ces cas, ce sont des facteurs internes qui entrent en action.

Il est toutefois une cause bien nette de non régénération : la venue d'une mue trop peu de temps après la mutilation autotomique. Il ne s'écoule pas un délai suffisant entre l'autotomie et la mue. Aussi, lorsque cette dernière vient de s'effectuer, on constate que l'aspect extérieur du moignon ne s'est pas modifié, et cet état persistera jusqu'à la mort de l'insecte, si la mutilation avait été opérée sur une nymphe, c'est-à-dire sur un individu n'ayant plus qu'une mue à subir pour devenir insecte parfait.

Le plus souvent, s'il reste à l'insecte deux mues au moins à subir, la régénération qui ne s'est pas produite entre le moment de la mutilation et la première mue venant ensuite, se produira entre cette première mue et celle qui viendra en second lieu.

L'explication d'une seconde cause s'opposant fréquemment à la régénération m'a été fournie par l'étude histologique du moignon. Il s'agit de l'impossibilité où se trouvent dans certains cas les parties molles du moignon de remonter vers le haut de la cavité coxale, d'opérer un retrait à l'intérieur des parois chitineuses. J'aurai à revenir longuement sur ce point au cours du chapitre IV. Qu'il me suffise de dire qu'ici encore, s'il reste au moins deux mues à subir après la mutilation, la régénération, qui ne s'est pas manifestée tout d'abord, pourra ensuite s'opérer entre la première et la seconde mue venant après l'autotomie.

Expérimentalement, j'ai constaté que la privation presque complète de nourriture n'empêchait pas la régénération. Pour cela, je ne donnais à des larves de Phasmes que la quantité d'aliments strictement nécessaire pour le maintien de la vie, les laissant même jeûner pendant plusieurs journées consécutives. Malgré ce traite-

ment, les régénérations se sont produites, sans malformations, les tarses étant nettement tétramères. Des comparaisons avec un lot témoin abondamment nourri m'ont toutefois permis de constater que, chez les larves très peu nourries, la rapidité de croissance des membres en voie de régénération était assez notablement diminuée.

Après avoir remarqué qu'à l'altitude à laquelle vivent les Phasmes à la Réunion, les rosées nocturnes étaient abondantes toute l'année ; après avoir noté en outre que ces insectes buvaient avec avidité les gouttes d'eau déposées sur le feuillage des arbustes qu'ils affectionnent, j'ai songé à étudier quel serait, sur la régénération, l'effet de la privation d'eau, la nourriture demeurant abondante.

A ce régime, la plupart des larves ont péri. Chez celles qui ont survécu, la régénération ne s'est pas manifestée plus rarement que chez les individus d'un lot témoin ; mais les pattes régénérées étaient de plus petites dimensions et présentaient de fréquentes malformations : articles tarsiens mal délimités, torsion persistante du tibia ou du fémur. D'une façon presque générale, le membre régénéré était rabougri, quelquefois même il se réduisait à une sorte de petit appendice de 3 à 4 $\frac{m}{m}$ de longueur, greffé sur le moignon, au centre de la circonférence correspondant à l'ancienne section autotomique. Le diamètre de cet appendice était de beaucoup inférieur à celui du moignon.

La production tératologique en question était formée de deux ou trois petits segments simulant un tarse, et dont le dernier portait des traces peu distinctes de pelote et de crochets. Elle rappelait le rudiment de membre que donne, chez les nymphes, tant bien nourries soient-elles, la régénération après mutilation autotomique opérée trop peu de temps avant la dernière mue. Ici encore, quand la faculté régénératrice peut néanmoins se manifester elle n'aboutit qu'à la formation d'une sorte de tarse très rudimentaire, greffé en quelque sorte sur le moignon demeuré en place. Par le fait même que la croissance prend fin avec la dernière mue, qui transforme la nymphe en insecte parfait, l'ébauche en question conservera jusqu'à la mort de l'Orthoptère ses minuscules dimensions. Ce rudiment, quelque bizarre que soit son aspect, n'est cependant pas du domaine de la tératologie.

II. — MANTIDES.

Mes expériences ont porté sur des larves de *Mantis prasina* et de *M. pustulata*.

J'ai remarqué que les membres en voie de régénération se développaient bien plus rapidement chez les Mantides que chez les Phasmides.

Dès que la mue les a dégagés de leur étui chitineux clos par la production cicatricielle, les jeunes membres se déroulent, deviennent rectilignes et turgescents, et sont presque toujours aptes à rendre des services immédiats à l'insecte. Au bout de peu de temps, leur coloration devient presque entièrement semblable à celle des appendices demeurés en place. Elle est à peine un peu plus claire.

Je n'ai point remarqué de différences dans l'ornementation des membres.

La régénération a toujours été suivie de tétramérie tarsienne (fig. 17). Les articles des tarsi tétramères présentent entre eux, au point de vue des dimensions, des rapports aussi constants que ceux offerts par les articles des tarsi normaux.

Sur 187 régénérations, je n'ai observé que 3 malformations. Dans ces trois cas, les articles J_2 et J_3 étaient en partie fusionnés.

Les causes qui empêchent quelquefois la régénération ou la retardent sont identiques à celles qui agissent chez les Phasmides. Il en est de même, d'ailleurs, chez les Blattides.

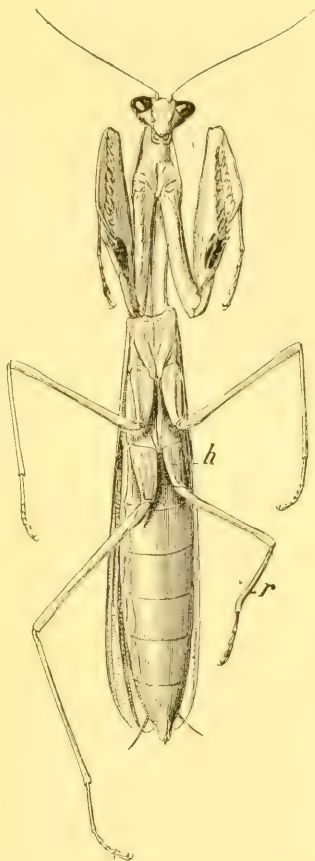


FIG. 17. — *Mantis prasina* ♀. — *r*, membre régénéré. (Grandeur naturelle).

III. — BLATTIDES.

A la Réunion, j'ai expérimenté sur les deux grandes espèces déjà citées: *Panchlora maderae* et *Periplaneta americana*. Cette dernière a été également étudiée par BATESON [94] et BRINDLEY [97, 98].

Mes expériences n'ont fait que confirmer celles des deux savants anglais. J'ai de plus étudié le processus histologique de la régénération.

Le jeune membre en voie de croissance est encore enroulé en spirale à l'intérieur de l'étui chitineux de la hanche, clos par la production cicatricielle. Lors de la mue la plus proche, il se déroulera, deviendra turgescant et rectiligne, et sera apte à rendre à l'insecte des services immédiats.

La différence entre la rapidité de croissance du membre qui se reforme et celle du membre opposé demeuré en place est encore plus marquée que chez les Mantides.

Les différences de coloration et d'ornementation m'ont paru très peu appréciables.

La tétramérie tarsienne est constante après régénération. BATESON et BRINDLEY ont constaté la généralité de la règle sur plusieurs milliers de spécimens (1). De mon côté, les expériences que j'ai faites sur près de 400 spécimens m'autorisent à conclure dans le même sens.

Sur les spécimens de *P. americana* capturés par les deux auteurs précités, la proportion des individus présentant un ou plusieurs tarses tétramères atteignait jusqu'à 25 %.

Par la comparaison des longueurs relatives des articles des tarses anormaux rapportées au tarse entier et par la construction de la courbe d'erreur probable et de la courbe galtonienne de ces éléments, BATESON et BRINDLEY ont constaté que les proportions des articles des tarses tétramères régénérés sont sensiblement aussi constantes que celles des articles des tarses normaux.

(1) Ces auteurs ont récolté 4 individus de *Stylopyga orientalis* dont tous les tarses étaient tétramères.

Les mensurations précises opérées par ces savants permettent d'arriver aux conclusions suivantes :

1^o Le 1^{er} article J_1 du tarse d'un membre régénéré, à quelque paire qu'il appartienne, est toujours plus grand que le 1^{er} article j_1 du tarse du membre normal correspondant ;

2^o Le 2^e article J_2 du tarse d'un membre régénéré, à quelque paire qu'il appartienne, est toujours plus grand que le 2^e article j_2 du membre normal correspondant ;

3^o L'avant-dernier article J_3 du tarse d'un membre régénéré, à quelque paire qu'il appartienne, est toujours plus grand et plus massif que l'avant-dernier article j_4 du tarse du membre normal correspondant ;

4^o Le dernier article J_4 du tarse d'un membre régénéré, à quelque paire qu'il appartienne, est toujours plus grand que le dernier article j_5 du tarse du membre normal correspondant.

Le tableau suivant, donné par BRINDLEY, indique les dimensions comparées des articles des tarses normaux et des tarses régénérés, chez la Blatte orientale.

Stylopyga orientalis.

I. — Membres de la 1 ^{re} paire.	{	Tarse normal..	j_1	j_2	j_3	j_4	j_5
			40.3	15.5	11.3	7.3	26.3
	{	Tarse régénéré	J_1	J_2	J_3	J_4	
			43.9	17.4	9.7	28.6	
II. — Membres de la 2 ^e paire.	{	Tarse normal..	j_1	j_2	j_3	j_4	j_5
			46.2	15.3	10.6	6.3	21.6
	{	Tarse régénéré	J_1	J_2	J_3	J_4	
			51.8	17.6	7.7	22.7	
III. — Membres de la 3 ^e paire.	{	Tarse normal..	j_1	j_2	j_3	j_4	j_5
			50.2	16.5	10.5	5.5	17.0
	{	Tarse régénéré	J_1	J_2	J_3	J_4	
			55.2	18.1	7.5	18.8	

Les malformations sont rares (¹). Elles consistent encore en la fusion plus ou moins marquée de J_2 et de J_3 .

(¹) BATESON et BRINDLEY qui ont expérimenté sur plusieurs milliers de Blattes ont obtenu à peine 10 tarses défectueux.

Chez les Blattides ainsi que chez les Phasmides, la tétramérie des tarses régénérés a intrigué plusieurs entomologistes.

En 1764, GEOFFROY [64] décrit le genre *Blatta* comme possédant cinq articles aux tarses des quatre membres antérieurs et quatre articles seulement à ceux des membres de la paire postérieure ; et cependant, sur les dessins accompagnant cette description, on peut compter cinq articles pour chacun des six tarses.

Ce détail fut corrigé par SERVILE [39]. Toutefois, cet auteur ne semble pas avoir compris que, s'il n'y avait pas là un cas constant, représentant la règle, il y avait du moins une particularité remarquable, ne constituant nullement une rareté. En un mot, il semble avoir complètement ignoré l'existence réelle de tarses tétramères.

Quelques années plus tard, BRISOUT DE BARNEVILLE [48] attira l'attention sur la présence fréquente de tarses tétramères chez 9 espèces de Blattes (1) ; mais il ne soupçonna pas la cause de cette disposition si curieuse.

BRÜNNER [65] confirma la découverte de BRISOUT DE BARNEVILLE, sur deux des espèces déjà étudiées par ce dernier.

Ce fut seulement trente années plus tard que BATESON et BRINDLEY découvrirent l'origine véritable de la tétramérie chez les Blattides.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LA RÉGÉNÉRATION APRÈS AUTOTOMIE CHEZ LES ORTHOPTÈRES PENTAMÈRES. — ESSAIS D'INTERPRÉTATION DE LA TÉTRAMÉRIE.

Ainsi que je viens de le dire, la rapidité de croissance des membres en voie de régénération varie beaucoup d'une famille à une autre chez les Orthoptères pentamères. A ce point de vue, les Blattides l'emportent de beaucoup ; les Mantides ne viennent qu'ensuite. Quant aux Phasmides, bien que chez eux la rapidité de croissance des appendices de remplacement soit déjà remarquable, ils sont cependant moins favorisés que les deux autres familles. Chez quelques-uns d'entre eux même, le membre en voie de régénération ne se déroule et n'est apte à rendre des services qu'à la suite de la deuxième mue venant après la mutilation ; de sorte qu'entre la première et la deuxième mue faisant suite à l'autotomie,

(1) On trouvera les noms de ces 9 espèces dans le tableau d'ensemble qui figure quelques pages plus loin.

le jeune membre conserve un aspect pelotonné des plus bizarres. Sa division en articles n'est même pas toujours apparente, car ses articles ne sont encore qu'à l'état d'ébauche, pour ainsi dire. Le plus souvent, ce n'est qu'après la seconde mue, que le membre régénéré du Phasme se montrera avec ses différentes parties nettement dessinées.

La tétramérie tarsienne après régénération est constante chez les Blattides et les Mantides. Les quelques exceptions constatées chez certains Phasmes semblent susceptibles d'une interprétation satisfaisante (voir Chap. V).

Le tableau ci-contre donne les noms des espèces ayant fourni des exemples de tétramérie.

Ces espèces sont au nombre de 35, réparties entre les trois familles d'Orthoptères normalement pentamères.

D'après BRINDLEY, le genre *Loboptera* (Blattides), devra probablement être compris dans le nombre de ceux qui ont offert des cas de régénération tétramérique.

Il est nécessaire d'ajouter que les 20 espèces dont nous avons fait précéder le nom d'un astérisque sont celles sur lesquelles la tétramérie tarsienne a été obtenue expérimentalement, à la suite de mutilations autotomiques ou de mutilations dont il sera question au chapitre suivant.

Sur les 15 autres espèces, la tétramérie a été simplement observée sur des spécimens qui venaient d'être capturés.

En ce qui concerne la signification probable de la tétramérie, on se trouve en présence de deux opinions opposées.

BATESON (*loc. cit.*) et BRINDLEY (*loc. cit.*) voient dans cette variation méristique un exemple d'évolution discontinue ou de mutation capable de jeter une certaine lumière sur l'origine des espèces de Blattes signalées par BRISOUT DE BARNEVILLE comme normalement tétramères.

GIARD [97] interprète ces résultats d'une façon entièrement opposée. A son avis, ils doivent être rapprochés d'autres phénomènes consécutifs à des régénérations et qui tendent à faire apparaître dans la partie régénérée non pas une forme *nouvelle* mais une disposition *ancestrale* existant souvent encore chez des espèces voisines de celles qu'on étudie. C'est ainsi que les Lépisemides, représentants actuels des Orthoptères ancestraux, sont tétramères.

ORTHOPTÈRES PENTAMÈRES SUR LESQUELS LA TÉTRAMÉRIE DU TARSE A ÉTÉ OBSERVÉE.

PHASMIDES	MANTIDES	BLATTIDES
*Raphiderus scabrosus..... (Obs. de BORDAGE). d°	*Mantis prasina.. (Obs. de BORDAGE). d°	*Pachlora maderæ..... (Obs. de BORDAGE).
*Monandroptera inuicans... d° (1)	*M. pustulata.... d°	*Periplaneta americana.... (Obs. de BRINDLEY et BATESON). d°
*Phyllium cratifolium..... d°	*M. religiosa.... d°	*P. australasie..... d°
*Bacillus Rossii..... (Obs. de GODELMANN). d°		*Phyllodromia germanica.. d°
*B. galliæus..... (Obs. de SINETY). d°		*Stylopyga orientalis..... d°
*Leptylia attenuata..... d°		Blabera atropos..... (Obs. de BRISOUT DE BARNEVILLE). d°
*L. hispanica..... d°		Nyctihora latipennis..... d°
*Menexenus obtusispinosus. d°		N. sericea..... d°
*Dixippus morosus..... d°		Epilampra cinerea..... d°
*Clitumnus patellifer..... d°		Hematosilpha ustulata... d°
*Cuniculina arrogans..... d°		Leucophaea surinamensis.. d°
*Diapheromera femorata.... (Obs. de SCUDDER). d°		Monachoda grossa..... d°
Necrosia ceramia..... (Obs. de WESTWOOD). d°		Panesthia javanica..... d°
Cyphocrania aestuans..... d°		
Diapherodes undulata..... d°		
Acanthoderus (sp.)..... (Obs. de PERCHERON). d°		
Lopaphus coccophagus.... (Obs. de NEWPORT). d°		
Anchiale (sp.)..... (Obs. de BRINDLEY). d°		
19 espèces.	3 espèces.	13 espèces.
Total = 35 espèces.		

(1) Je n'ai jamais possédé d'exemplaires vivants de cette espèce ; mais j'ai constaté la tétramérie sur 2 exemplaires des collections du Musée de la Réunion.

GIARD donne le nom de *régénérations hypotypiques* à ces cas de régénération où le type morphologique du membre reproduit correspond non pas à l'état d'équilibre stable réalisé dans l'espèce considérée, mais à un état d'équilibre précédent (généralement au maximum de stabilité immédiatement antérieur à celui de l'époque actuelle).

De mon côté, dès que j'eus constaté la constance de la tétramérie, je fus porté à voir en cette particularité un fait d'atavisme. C'est pourquoi, aussitôt que GIARD eut publié sa communication sur l'hypotypie, je n'hésitai pas à me ranger à son avis ⁽¹⁾.

WEISMANN [99, : 61] interprète également la tétramérie des Phasmes et des Blattides comme le retour d'un type morphologique ancestral.

Je considère comme inadmissible l'opinion des auteurs qui prétendent que la régénération donne un tarse tétramère parce qu'étant incapable de donner un tarse pentamère, elle reproduit une forme plus simple sans s'occuper si cette forme est ou non ancestrale.

S'il y avait en réalité une sorte d'impuissance pour la régénération à reproduire d'une façon parfaite la partie manquante, cette impuissance devrait s'accentuer après chaque nouvelle mutilation opérée sur un même membre. Au tarse tétramère d'un membre régénéré une première fois devrait succéder un tarse trimère lorsque ce membre aurait été autotomisé pour la seconde fois ; puis, un tarse dimère devrait être le résultat d'une troisième régénération. Or, il n'en est rien ; un même membre régénéré trois fois après trois ablations autotomiques successives se présentera constamment avec un tarse tétramère.

Voici, d'ailleurs, une observation qui va nettement à l'encontre de la supposition que la régénération tendrait à s'effectuer avec la plus grande économie possible de substances plastiques.

J'avais opéré une section dans le tibia d'une très jeune larve de *Raphiderus scabrosus* ♂. La régénération ne produisit qu'un tarse trimère. Lorsque ce membre me parut suffisamment développé, j'en provoquai l'autotomie. A la suite d'une seconde régénération, le Phasme possédait un membre à tarse tétramère. La *trimérie* avait

(1) Au lieu de considérer l'insecte primitif comme ayant possédé un tarse pentamère, ainsi que le fait MAYER (*Ontogenie und Phylogenie der Insekten*, Iéna, 1876), il me paraît plus logique de supposer que cette forme ancestrale commune avait un tarse tétramère.

donc été suivie de *tétramérie*. J'ai pu aisément renouveler cette expérience.

Enfin, ce qui rend tout à fait invraisemblable l'hypothèse que je combats ici, c'est l'existence dans le règne animal de nombreux cas pour lesquels la partie régénérée est plus développée, plus compliquée ou plus riche en articles que la partie qu'elle remplace ⁽¹⁾.

IV. — ORTHOPTÈRES SAUTEURS.

Jusqu'à ce jour les avis avaient été partagés au sujet de la régénération des membres postérieurs (pattes sauteuses), les seuls susceptibles d'autotomie.

Au nombre des naturalistes niant la possibilité de cette régénération, je nommerai HEINEKEN ['29^a], GRABER ['67], DURIEU ['76], FRÉDÉRICQ ['86, '89], CONTEJEAN ['90], WERNER ['92] et PEYERIMHOFF ['96]. Parmi ceux qui l'admettent, je citerai le professeur GRIFFINI ['96^a, '96^b, '98] de Turin.

Pour essayer de résoudre cette question controversée, j'ai entrepris, dès 1899, un très grand nombre d'expériences sur des représentants des trois familles d'Orthoptères sauteurs, en choisissant comme sujets d'étude *Phylloptera laurifolia* et *Conocephalus differeus* chez les Locustides, *Acridium rubellum* chez les Acridides, et *Gryllus capensis* chez les Gryllides. Ces

(1) MINGAZZINI a constaté qu'une Ascidie, *Ciona intestinalis*, régénère aussi souvent qu'on le veut son siphon après résection. Chaque fois, cet organe repousse un peu plus grand. GIARD et BARFURTH ont signalé l'augmentation du nombre des doigts (polydactylie) à la suite de mutilations chez l'Axolotl et chez *Pleurodeles Waltlii*. D'après DAVENPORT, des tubes pluriannelés remplacent les tubes pauciannelés sectionnés chez les *Obelia*. BORRADILLE ['98] a décrit des Crustacés anomoures chez lesquels les antennes régénérées comptent plus d'articles que les antennes normales. DELAGE [:03] cite une observation de FRITZ MULLER, qui a observé que « chez les Salicoques, Crustacés semblables aux Crevettes, la première patte munie d'une pince forme en se régénérant une pince beaucoup plus développée, et, comme ces animaux semblent descendre d'ancêtres chez lesquels cette pince était beaucoup plus forte que chez eux, F. MUELLER voit là un fait d'atavisme déterminé par la régénération ». D'après R. KOEHLER ['98], WERNER a constaté que « chez certains Lézards, la queue régénérée présente une écaillure plus compliquée que la première ; cela arrive quand il s'agit d'espèces qui descendent de formes ancestrales plus élevées dont elles proviennent par dégénérescence ».

Ces cas suffisent pour démontrer que la régénération ne tend pas forcément à la simplification et à l'économie.

expériences m'ont amené à conclure à l'absence de régénération des pattes sauteuses. Je n'ai pu, en effet, obtenir la moindre trace de faculté régénératrice après avoir pratiqué l'autotomie.

Les cas d'inégalité dans les dimensions des pattes sauteuses qui ont été observés par GRIFFINI chez *Pristes tuberosus*, chez *Edipoda miniata* et chez *Gomphocerus sibiricus* me paraissent alors dus à l'atrophie et non pas à la régénération. Cet auteur déclare d'ailleurs n'avoir jamais obtenu de traces de régénération chez les insectes qu'il élevait en captivité.

J'ai parfaitement observé des exemples d'atrophie des pattes sauteuses chez *Phylloptera laurifolia*. Il se produit parfois aux approches d'une mue un arrêt momentané de croissance pour l'une de ces deux puissantes pattes qui, jusqu'à ce moment, avaient été parfaitement égales. Immédiatement après la mue, les deux membres apparaissent dissemblables. S'il reste à l'insecte d'autres mues à subir, les deux membres croîtront encore ; mais celui qui a subi un retard dans sa croissance ne regagnera jamais l'avance prise par l'autre patte sauteuse.

Chez *P. laurifolia*, j'ai observé de semblables faits d'atrophie pour les ailes. Lorsque l'insecte subissait sa dernière mue, les ailes correspondant à un côté du corps se développaient complètement, tandis que celles du côté opposé demeuraient rudimentaires, leurs dimensions ne dépassant pas celles du fourreau des ailes chez la nymphe.

En résumé, il y a tout lieu de conclure à l'absence de régénération des membres de la troisième paire chez les Orthoptères sauteurs.



CHAPITRE III.

RÉGÉNÉRATION DES APPENDICES APRÈS
RÉSECTIONS EXPÉRIMENTALES (1).

Les sections pratiquées dans les différentes régions des membres et non suivies d'autotomie immédiate entraînent la mort par hémorragie, si une production cicatricielle provenant de la coagulation du sang ne vient pas bientôt recouvrir la plaie.

On verra que c'est de cette façon que périssent toutes les larves de Phasmides sur lesquelles on a pratiqué au moyen de ciseaux des sections à travers la hanche ou le trochanter, ainsi que presque toutes les larves de Mantides, après des sections dans une région quelconque des pattes antérieures (ou pattes ravisseuses) (2), sauf cependant la région tarsienne qui peut impunément être mutilée.

Mais, si les résections opérées dans la région située au-dessus du sillon de rupture autotomique sont toujours mortelles pour les Phasmes, il n'en est pas de même chez les Blattides et chez les Mantides, qui survivent fréquemment à ces mutilations, à condition toutefois que, chez ces derniers, il ne s'agisse point des membres antérieurs.

Bien plus rares encore sont les cas de mort à la suite de sections faites à travers le fémur de l'un quelconque des six membres des Phasmides ou des Blattides, ou à travers le fémur de l'un des quatre membres postérieurs des Mantides.

Lorsque les larves ne succombent pas à leurs blessures, ce qui a été épargné d'un membre ne demeure pas toujours en place et est quelquefois enlevé quelques heures ou même quelques jours après la mutilation. Parfois, ce sera l'autotomie exuviale qui en fera l'ablation.

(1) Les résections expérimentales sont toutes celles qui sont opérées en des régions autres que le sillon correspondant au *locus minoris resistentiae*, au moyen de ciseaux préféablement.

(2) Les quelques rares spécimens de Mantes qui ne succombent pas à l'hémorragie, ne tardent pas à périr de faim, parce qu'ils ne sont plus à même de capturer leur proie.

Il reste à examiner le cas où la partie de l'appendice qui a été épargnée demeure indéfiniment en place et devient le siège de phénomènes de régénération, si l'insecte mutilé n'a pas encore effectué toutes ses mues.

La portion en voie de régénération se développe encore cachée sous la production cicatricielle et est obligée de s'enrouler sur elle-même. Cette disposition est très nette chez les Mantides et surtout chez les Blattides. Chez les Phasmides, la portion qui se reforme peut cependant demeurer sensiblement rectiligne. Elle vient alors butter par son extrémité terminale contre la production cicatricielle, dépourvue de toute élasticité. Il en résulte une très forte compression dans le sens de la longueur avec formation de quelques plis transversaux ; malgré cela, l'ensemble du membre demeurera sensiblement droit, sous la vieille enveloppe chitineuse.

Pour que le jeune appendice puisse se loger ainsi, il faut nécessairement qu'il y ait retrait des parties molles du moignon (1).

La rapidité de croissance des membres dans la régénération après une section expérimentale pratiquée à un niveau quelconque est toujours inférieure à la rapidité de croissance dans la régénération après autotomie.

Chez tous les insectes qui font l'objet de la présente étude, y compris les Phasmides, aucune trace d'enroulement ne persiste dans la partie régénérée considérée immédiatement après la mue la plus proche de la mutilation. Cette partie se présente comme le prolongement parfait de la partie demeurée en place.

Il est intéressant de comparer les dispositions que nous venons de décrire à celles que l'on observe chez d'autres Arthropodes. Chez les Aranéides (*Olios leucosius*, *Epeira borbonica*) et chez les Myriapodes (*Scolopendra borbonica*, *Scutigera*), j'ai constaté que la partie en voie de régénération demeurait cachée sous la production cicatricielle. Il n'en est plus de même chez les Crustacés. Plusieurs observateurs au nombre desquels figurent HERRICK [93], PRZIBRAM [96, 99, :00, :01, :02], TH. MORGAN [98, :00, :02], ont montré que chez ces Arthropodes, la partie en voie de régénération ne demeure pas ordinairement cachée (2) au-dessous de la production cicatricielle,

(1) Au chapitre IV, on verra que les choses ne se bornent pas, en réalité, à un simple retrait.

(2) Il existe cependant des exceptions (voir chapitre IV, § III).

mais qu'elle la perfore dès le début, de façon à croître librement et en ligne droite.

J'ai d'ailleurs eu l'occasion de constater moi-même ce fait en expérimentant sur deux Crustacés d'eau douce de la Réunion (*Palaemon hirtimanus* et *P. ornatus*, vulgairement *Camaron*).

Le moment est maintenant venu d'étudier avec détail la régénération après résections expérimentales chez les insectes qui ont déjà été utilisés pour mes recherches sur la régénération après autotomie.

L'ordre suivi dans le présent chapitre sera celui qui a été adopté dans le chapitre précédent. A l'examen de ce qui se passe chez les Orthoptères pentamères succédera l'exposé des faits constatés chez les Orthoptères sauteurs.

En ce qui concerne les Phasmides, il suffira de se reporter à la figure 1 (chapitre I) pour voir immédiatement quels sont les muscles et autres parties molles que rencontrent les sections effectuées aux niveaux désignés dans les pages suivantes.

La figure 2 (chapitre I) fournira des indications analogues en ce qui aura trait aux Mantides et même aux Blattides, la myologie des membres étant à peu de chose près la même chez les représentants de ces deux familles.

I. — PHASMIDES.

A) Sections dans la hanche et le trochanter. — Les sections pratiquées dans la région comprise entre le point d'attache du membre sur le thorax et le sillon où se produit normalement l'autotomie, amènent toujours la mort par hémorragie ⁽¹⁾. La région en question comprend la hanche et le trochanter.

Ainsi que je l'ai dit dans le chapitre qui traite de l'autotomie, il m'est quelquefois arrivé, en maintenant un Phasme suspendu entre mes doigts par un membre ou un rudiment de membre et en le secouant vivement, de voir se produire la déchirure de la membrane articulaire reliant la hanche au thorax, ou, plus fréquemment, de celle qui relie la hanche au trochanter. Cette déchirure offrait des contours très irréguliers avec une houppe de fibres musculaires. L'insecte ne survivait jamais à une telle blessure.

⁽¹⁾ GODELMANN est arrivé à des résultats identiques en expérimentant sur *Bacillus Rossii*.

Pendant le phénomène de la mue, j'ai vu, dans de très rares occasions d'ailleurs, des déchirures se produire dans les régions que je viens d'indiquer; et, une fois même, j'ai constaté, sur une larve de Raphidère, la séparation d'un membre à son point d'attache sur le thorax. Malgré l'abondance de l'hémorragie, la plaie se cicatrisa après plusieurs heures. L'insecte avait perdu une grande partie de sa vigueur. Lorsque survint la mue suivante, la plaie se rouvrit et entraîna la mort.

De telles mutilations se produisirent au cours des mues, à la suite des efforts faits par les larves pour dégager un membre de sa vieille enveloppe chitineuse, la rupture autotomique n'ayant pas eu lieu.

En résumé, chez les Phasmides, aucune régénération n'est possible après les sections opérées au-dessus de la soudure fémoro-trochantérienne.

B) Sections dans le fémur. — Ainsi que cela a déjà été dit, les sections pratiquées à travers le fémur, dans sa moitié supérieure surtout, sont le plus souvent suivies d'autotomie immédiate. Dans d'autre cas, le moignon ne se détache que quelques heures, voire un ou deux jours après la mutilation, lorsque l'insecte a survécu à l'hémorragie abondante qui se produit ordinairement avant la formation d'un caillot cicatriciel.

En ce qui concerne la régénération, il n'y a donc pas à s'occuper de ces résections suivies d'autotomie, et il reste alors seulement à considérer le cas où le moignon est demeuré en place au moment où la mue est sur le point de se produire. Presque toujours, ce moignon se détachera par autotomie exuviale en demeurant adhérent à l'ancienne enveloppe chitineuse abandonnée par la larve. On pourra alors constater que les tissus remplissant cette partie caduque sont en pleine voie de dégénérescence.

Après avoir expérimenté sur 1.250 fémurs environ, je n'ai vu que quatre fois seulement le moignon demeurer en place après la mue qui suivait. La première fois, il s'agissait d'une nymphe de Mouan-droptère sur laquelle j'avais pratiqué la mutilation en question. Après la mue qui transforma cette nymphe en insecte parfait, le moignon ne présentait aucune trace de régénération. Son extrémité libre, légèrement arrondie, était recouverte de chitine et sa coloration était absolument pareille à celle du moignon tout entier.

Pour trois autres cas, il s'agissait de larves de Raphidères. L'une

d'elles, après la première mue qui suivit la mutilation, présentait un moignon tout à fait identique à celui décrit ci-dessus, sans le moindre indice de régénération. A la mue qui vint ensuite, il y eut adhérence de cette portion de membre à sa vieille enveloppe chitineuse, et ce fut seulement grâce à l'autotomie exuviale que l'insecte put se dégager. La régénération qui se produisit dans la suite eut donc son point de départ dans la région trochantérienne. Elle donna un membre bien constitué, malgré ses petites dimensions, et à tarse létramère.

Chez les deux dernières de ces trois larves, après la mue qui suivit la mutilation, le moignon demeuré en place montra quelques faibles traces de régénération, sous forme d'une petite saillie ou protubérance charnue, à couche chitineuse très mince. Cette protubérance, toute rabougrie et plus ou moins tordue, était évidemment de nature tératologique. Elle n'augmenta d'ailleurs que très peu de taille et ne dépassa jamais 3 millimètres.

Dans l'un des deux cas, l'extrémité libre de la production tératologique informe et dépourvue de segmentation était terminée par l'ébauche assez nette d'une pelote tarsienne avec deux rudiments de crochets.

Celle des trois larves de *Raphidères* dont j'ai parlé en premier lieu avait eu son fémur sectionné dans des conditions particulières, et non par moi, comme cela avait eu lieu pour les autres spécimens. Attaquée en même temps que quelques-unes de ses congénères, dans la cage à élevages, par de minuscules Fourmis appartenant à une espèce dont j'ai déjà eu l'occasion de parler (*Pheidole megacephala*) (1), elle avait fait de violents efforts pour se délivrer de ses agresseurs, cramponnés à deux de ses membres. L'un de ces membres s'était détaché naturellement et par autotomie; mais il n'en avait pas été ainsi pour l'autre qui s'était brisé à 3 millimètres environ au-dessous de la suture fémoro-trochantérienne. La cassure présentait un bord assez régulier et presque circulaire.

A quatre ou cinq reprises depuis, j'ai pu observer des mutilations analogues, se produisant dans la même région, comme conséquence

(1) Ce n'est qu'au cours de ces dernières années que j'ai été à même de faire l'observation qui suit. La possibilité de la rupture accidentelle des membres dans le fémur et dans le tibia m'a permis d'expliquer ensuite certains faits de régénération. Dans ces dernières années également j'ai apporté beaucoup d'attention à la mutilation exuviale.

indirecte des morsures de *Pheidole megacephala*. Lorsque les agresseurs sont peu nombreux, leurs morsures sont peut-être, dans certains cas, insuffisantes pour faire naître le réflexe autotomique, mais elles provoquent chez l'insecte assailli des mouvements énergiques, des contractions violentes des membres attaqués. Ces derniers, en venant très fortement butter contre le sol ou contre la branche sur laquelle repose l'insecte, y trouvent un puissant point d'appui. Le plus souvent, ils se brisent suivant le sillon fémoro-trochantérien; plus rarement, le fémur est cassé net, en un point plus ou moins éloigné de ce sillon ⁽¹⁾. Le bord de la cassure est rarement uni et régulier.

Les larves à fémur ainsi mutilé n'ont jamais présenté de traces de régénération. Lorsque le moignon ne se détachait pas quelques heures après la mutilation, il était rejeté par autotomie exuviale avec la vieille enveloppe chitineuse lors de la mue la plus proche.

Dans le chapitre I, j'ai déjà fait remarquer que, chez les larves de Phasmides, l'autotomie est bien plus difficile à provoquer avant qu'après la troisième mue. Or, c'est précisément sur des larves n'ayant pas encore subi cette troisième mue que j'ai vu se produire des ruptures du fémur lors de l'attaque par les Fourmis.

Je crois que les faits peuvent s'expliquer de la façon suivante. Jusqu'à la troisième mue, les téguments sont relativement minces. Ce n'est guère qu'ensuite que les larves de Phasmes possèdent une chitine réellement résistante. De ce peu d'épaisseur de la chitine résulte pour le membre un manque de rigidité quand il doit entrer en tension violente et prolongée. Des flexions tendent alors à se produire et à amener la rupture du membre en une région autre que celle où se fait la séparation par autotomie. Je ne vois point d'autre explication qui rende compte de la possibilité pour un appendice de se briser en deux fragments à la suite d'une fracture traversant le fémur.

De semblables mutilations peuvent encore se produire sur des larves venant tout récemment de muer, et cela quel que soit leur âge. Les téguments sont alors très mous, ce qui cause chez les membres un manque de rigidité dont les conséquences peuvent être absolument identiques à celles que je viens d'exposer.

(1) Ainsi que nous le verrons plus loin, la rupture du membre, à la suite de ces efforts violents, se produit fréquemment non dans le fémur mais dans le tibia.

Enfin, au moment où les mues s'effectuent, ces fractures, divisant le fémur en deux ne se produisent que rarement. Dans ce cas encore, les nouveaux téguments sont mous, ce qui peut rendre difficile le bon fonctionnement du dispositif assurant l'autotomie et amener le membre à être brisé au-dessous de la soudure fémoro-trochantérienne, par suite des efforts violents que doit faire la larve pour se débarrasser de sa vieille enveloppe chitineuse.

De tout ce qui précède, on peut donc conclure que, dans la grande majorité des cas, les sections à travers le fémur ne sont pas suivies de régénération. Les rares exceptions constatées n'ont donné que de très faibles traces de la faculté régénératrice, rentrant dans le domaine de la tératologie ⁽¹⁾.

D) Sections dans l'articulation fémoro-tibiale. — Dans deux cas seulement, j'ai pu obtenir des ébauches de régénération à la suite de sections pratiquées à l'aide de ciseaux dans la région en question. Ces ébauches étaient semblables de toute façon aux papilles informes dont j'ai parlé à propos de la régénération après sections dans le fémur. Elles se terminaient également par un rudiment de pelote tarsienne muni de deux minuscules crochets. Ces traces peu marquées de régénération étaient donc encore du domaine de la tératologie.

GODELMANN a obtenu trois ébauches semblables chez trois larves de *Bacillus Rossii*.

E) Sections dans le tibia. — Lorsque les sections ont été pratiquées dans la région formée par les deux tiers supérieurs du tibia, les choses se passent absolument comme pour le cas précédent; c'est-à-dire que si, chose rare, ce qui reste du membre n'est pas détaché du corps, soit par autotomie immédiate, soit par autotomie exuviale, il ne se produit pas de régénération. C'est tout au plus si, fort rarement, on constate de très faibles traces de régénération, semblables à celles que nous avons décrites à propos des sections dans le fémur.

Mais, dans le cas où les sections sont pratiquées dans le tiers

(1) GODELMANN n'a même jamais pu obtenir la moindre trace de régénération chez le *B. Rossii*. Si quelque moignon de fémur demeurerait en place après la mutilation, il se détachait invariablement du corps au moment de la mue venant ensuite.

inférieur du tibia ou à travers l'articulation tibio-tarsienne, il est bien rare qu'il y ait autotomie immédiate. L'autotomie exuviale elle-même n'est guère fréquente. La plupart du temps, ce qui restait du membre demeure donc en place. Il se produit alors un travail de régénération dont le résultat ne sera apparent qu'au moment où surviendra la prochaine mue ; car, après toute section, quel que soit le niveau auquel elle est pratiquée, il se forme, — lorsque ce qui reste du membre demeure en place, — un bouchon cicatriciel qui vient recouvrir la plaie. Comme dans le cas des régénérations après autotomie, c'est toujours sous cette production cicatricielle que s'effectuent les régénérations après résections expérimentales.

Lorsque, après la mue, le membre délivré de sa vieille enveloppe chitineuse, fait son apparition, on constate que la régénération a produit immédiatement des articles tarsiens sans compléter — ou en ne complétant que très imparfaitement — ce qui manquait du tibia primitif. Le nombre de ces articles tarsiens varie de 1 à 4 ; ce dernier chiffre étant fréquemment atteint. L'article dont on aperçoit l'ébauche en premier lieu est celui qui correspond au cinquième article d'un tarse pentamère. On voit sa forme spéciale se dessiner avec des rudiments de la pelote et des crochets terminaux. Si la section a été pratiquée vers le haut du dernier tiers du tibia, cet article — avec pelote et crochets — sera le seul que donnera la régénération, et il sera quelquefois très rudimentaire et à peine reconnaissable. Ensuite, au fur et à mesure que les sections pratiquées sur différents spécimens seront de plus en plus rapprochées de l'extrémité inférieure du tibia, on le verra augmenter de taille et de perfection, puis être accompagné d'un ou de deux articles plus ou moins distincts d'abord, mais le devenant lorsque les sections sont pratiquées le plus près possible de l'extrémité inférieure du tibia. Dans le cas où les sections sont faites suivant la ligne de séparation du tibia et du tarse, la régénération donne quelquefois 3 articles tarsiens dont les dimensions respectives offrent entre elles des rapports assez constants. Toutefois, sur un grand nombre de spécimens, j'ai pu obtenir 4 articles tarsiens, parfois bien distincts, et dont les longueurs présentaient entre elles des rapports assez comparables à ceux que l'on peut constater entre les articles du tarse tétramère formé après autotomie.

GODELMANN (*loc. cit.*) est arrivé à des résultats analogues en expérimentant sur *Bacillus Rossii*.

Les sections pratiquées dans les deux tiers supérieurs du tibia étaient assez fréquemment ⁽¹⁾ suivies d'autotomie; cela arriva pour 32 cas sur 40. Lorsque le membre est maintenu en place, la régénération de la partie manquante s'effectue ordinairement avec tarse tétramère.

Lorsque les résections expérimentales étaient opérées dans le tiers inférieur du tibia, la partie régénérée possédait le plus souvent un tarse tétramère. Quelquefois, cependant, le tarse correspondant à la partie régénérée ne présentait que trois articles.

F) Sections dans le tarse ⁽²⁾. — Nous arrivons maintenant à l'étude des régénérations après sections pratiquées dans le tarse lui-même.

a) 1^{er} ARTICLE TARSIEEN. — Si la section opérée sur cet article est située très près de la ligne de séparation du tibia et du tarse, la régénération ne donne souvent qu'un article très rudimentaire et qui correspond au 5^e article du tarse normal. Puis, au fur et à mesure que les sections se rapprochent de l'extrémité inférieure du 1^{er} article tarsien, la régénération donne des articles de plus en plus distincts les uns des autres et dont le nombre va en augmentant selon les cas de 1 à 3. De sorte que, en comptant l'article plus ou moins incomplet demeuré en place, l'Orthoptère possède une tarse de 2, de 3 ou de 4 articles. Quand elle est pratiquée à la limite du 1^{er} et du 2^e article tarsiens, — ou le plus près possible de cette limite, — la section est suivie d'une régénération qui ajoute quelquefois 3 articles bien nets à l'article plus ou moins complet demeuré en place. Il en résulte un tarse tétramère qui rappelle sensiblement, par les dimensions relatives de ses articles, le tarse tétramère régénéré après autotomie.

b) 2^e ARTICLE TARSIEEN. — Les choses se passent comme pour le 1^{er} article. Le nombre maximum des articles reproduits n'a jamais été supérieur à deux, pour les spécimens que j'ai étudiés; ce qui joint aux deux articles demeurés en place, — l'un intact, l'autre plus ou moins incomplet, — représentait, dans certains cas, un tarse tétramère plus ou moins parfait.

(1) Cependant, chez *B. Rossii*, le membre demeurait bien plus souvent en place que chez *M. inunctus* ou *R. scabrosus*.

(2) Les résultats obtenus par GODELMANN sur *B. Rossii*, sont identiques à ceux que je vais exposer.

c) 3^e ARTICLE TARSIEIN. — Lorsqu'il y a régénération, un article terminal plus ou moins rudimentaire muni de sa pelote et de ses crochets en résulte.

Sur une larve femelle de *M. inuncans*, la résection a été suivie de la régénération de deux articles : l'article terminal et le très petit article qui le précède. Si la séparation de ces deux articles avait été tout à fait complète, l'insecte aurait eu, après régénération, un tarse pentamère se rapprochant beaucoup du tarse normal par la proportion de ses articles.

Une seule fois, j'ai obtenu un tarse régénéré pentamère, entièrement parfait, après section pratiquée dans le 3^e article. Il s'agissait, cette fois, d'une larve femelle de *R. scabrosus*. Sur une autre larve de cette même espèce j'ai obtenu, toujours après section dans le 3^e article tarsien un tarse monstrueux et coudé à 6 articles incomplètement séparés.

d) 4^e ET 5^e ARTICLES TarsiENS. — Les sections pratiquées dans ces articles n'ont pas été suivies de régénération ⁽¹⁾.

II. — MANTIDES.

A) Sections dans la hanche et le trochanter. — Il s'agit ici des sections pratiquées au-dessus du sillon de la soudure fémoro-trochantérienne suivant lequel s'opère l'autotomie.

Ces sections ne sont pas toujours suivies de mort, à moins qu'elles ne soient opérées sur les pattes antérieures (pattes ravisseuses); mais elles ne sont non plus jamais suivies de régénération. Tout se borne à une simple cicatrisation.

B) Sections dans le fémur. — Quand elles épargnent les pattes sauteuses, la mort est assez rarement entraînée par ces mutilations. Ordinairement elles sont suivies de cicatrisation sans régénération; ou bien, si la faculté régénératrice se manifeste, ce n'est que d'une façon très peu sensible et pour aboutir seulement à la production de quelque rudiment à peu près informe. Le plus souvent,

(1) Au début de mes expériences, j'avais pensé que cette absence de régénération était due à ce que les muscles remontaient à l'intérieur du tube chitineux. J'ai reconnu ensuite que cette hypothèse n'était pas admissible. La véritable explication sera donnée au chapitre V (Loi de LESSONA).

d'ailleurs, ce qui était d'abord demeuré en place se détache par autotomie exuviale.

Sur des larves très jeunes, et à chitine très mince, par suite, j'ai pu constater qu'une brisure à bords plus ou moins réguliers pouvait se produire à travers le fémur, soit au moment où s'effectuait une mue, soit pendant les efforts faits par ces larves pour se débarrasser d'ennemis de petite taille, tels que les minuscules femelles de *Pheidole megacephala*. En se reportant à ce que j'ai dit à propos de mutilations analogues observées chez les larves de Phasmides, on aura l'explication des causes mécaniques qui amenaient ce résultat. Ces mutilations du fémur dues indirectement à l'action des fourmis ou occasionnées par la mue, lorsqu'elles n'ont pas été mortelles, ne m'ont donné que des traces peu marquées de régénération, exception faite pour celles qui avaient sectionné le fémur dans son tiers inférieur. Ces dernières ont été quelquefois suivies de la reproduction de toute la partie manquante du membre avec tarse tétramère. Il en a été souvent de même à la suite de sections à travers l'articulation fémoro-tibiale.

C) Sections dans le tibia. — Ce genre de mutilation est mortel quand il est pratiqué sur les membres antérieurs ou pattes ravisseuses; mais il n'en est pas de même quand on opère sur les membres des deux paires postérieures.

C'est surtout après des sections à travers le tiers inférieur du tibia que la faculté régénératrice se montre très marquée. Elle donne des résultats assez variables et très comparables à ceux qui ont été exposés lorsque j'ai décrit ce qui se passait pour la même région chez les larves de Phasmes.

Les régénérations les plus complètes n'ont jamais donné plus de 4 articles tarsiens, dont les longueurs présentaient entre elles des rapports à peu près constants. Ces rapports étaient sensiblement égaux à ceux que l'on peut constater entre les articles du tarse tétramère formé après autotomie.

Chez les jeunes larves de Mantès comme chez les larves de Phasmes, il peut se produire, lorsque la chitine est encore peu résistante, des sections par rupture à travers le tibia, et cela au cours de la mue ou sous l'influence des efforts de l'insecte attaqué par des Fourmis de petites dimensions, telles que les femelles de *P. megacephala* dont la taille ne dépasse guère 2^m/_m.

Quand ces mutilations sont suivies de régénération, les résultats sont identiques à ceux obtenus après les résections expérimentales faites au moyen de ciseaux, à condition toutefois que, pour les premières, les bords de la cassure soient suffisamment nets et réguliers.

D) Sections dans le tarse. — Elles peuvent être pratiquées sur tous les membres sans que la mort s'ensuive. J'ajouterai que le tarse est la seule région des pattes ravisseuses que l'on puisse sectionner sans que la mutilation soit fatale à l'insecte.

La faculté régénératrice est très développée dans la région tarsienne, exception faite pour les deux derniers articles. Les résultats que j'ai obtenus pour les larves de Mantes étant identiques à ceux qui ont été exposés en détail au sujet des larves de Phasmes, il suffira de se reporter au passage qui traite de la régénération après sections dans le tarse chez les Phasmes pour avoir toutes les indications désirables.

Aux résultats les plus parfaits correspond encore un tarse tétramère. Jamais je n'ai obtenu de torses pentamères.

Des mutilations du tarse peuvent aussi être dues aux mues ou, indirectement le plus souvent, à l'action des Fourmis.

III. — BLATTIDES ⁽¹⁾.

A) Sections dans la hanche et le trochanter. — Ces sections n'entraînent presque jamais la mort de l'insecte ⁽²⁾, mais elles ne sont jamais suivies de régénération. Il y a simplement cicatrisation.

B) Sections dans le fémur. — Les résultats sont sensiblement identiques à ceux que me donnaient les larves de Phasmes et de Mantes.

Très fréquemment les membres ainsi mutilés se détachaient à la suture fémoro-trochantérienne. Cette séparation était rarement

(1) Mes expériences, faites sur *Periplaneta americana* et *Panchlora maderae*, ne font que confirmer, tout en les complétant quelque peu, les belles recherches de BRINDLEY, qui ont surtout porté sur *Stylopyga orientalis*.

(2) Il y a cependant à tenir compte des cas de mort qui se produiront plus tard, causés indirectement par une perte de sang abondante (voir chapitre VI, § II).

immédiate; elle ne se produisait ordinairement que quelques minutes, quelques heures, voire quelques jours après la section pratiquée dans le fémur. La plupart du temps, les moignons se détachaient seulement par autotomie exuviale, lors de la mue la plus proche.

A la suite de sections pratiquées dans le tiers inférieur du fémur ou à travers l'articulation fémoro-tibiale, j'ai obtenu assez souvent des régénérations complétant le fémur, et donnant un tibia suivi d'un tarse tétramère.

J'ai constaté que des sections du fémur, analogues à celles que je pratiquais avec des ciseaux, pouvaient se produire chez de jeunes larves, à chitine très peu résistante par suite, au moment de la mue, ou comme conséquence des attaques de *P. megacephala*.

C) Sections dans le tibia. — Le membre sectionné dans cette région ne demeure pas toujours en place. Le moment où il se détachera peut tarder plus ou moins.

Lorsque le membre ainsi mutilé n'est pas non plus séparé du corps par autotomie exuviale, il peut être complété par régénération. Il présentera alors, dans les cas où il atteindra sa plus grande perfection, 4 articles tarsiens au lieu de 5.

Chez les jeunes larves de Blattides, lorsque la chitine offre encore peu de résistance, il peut se produire des mutilations du tibia analogues à celles que l'on opère avec les ciseaux, et cela par suite des efforts violents exécutés par ces larves pour se débarrasser de leur vieille enveloppe chitineuse au moment de la mue. En cherchant à se défaire des Fourmis qui les attaquaient, de jeunes larves de *Panachlora maderae* et de *Periplaneta americana* arrivaient parfois à briser net les tibias des membres envahis par les agresseurs. J'ai pu m'assurer que, lorsque les bords de cette cassure involontairement produite étaient suffisamment réguliers, les parties régénérées se montraient bien constituées. Ici encore, la tarse ne comptait jamais plus de 4 articles.

D) Sections dans le tarse. — Ainsi que BRINDLEY, j'ai constaté que, d'une façon constante, les sections opérées en un point quelconque du tarse étaient suivies de la chute de la partie restante de cet article, partie qui, au premier abord, semblait devoir demeurer en place. Presque toujours, le moignon se détache immédiatement,

et on dirait presque qu'il existe une sorte d'autotomie du tarse s'opérant selon la ligne d'articulation tibio-tarsienne.

Si la partie restante demeure en place, ce ne sera que pendant quelques jours ; puis, elle se desséchera et se détachera.

De toute façon, la régénération débutera à l'extrémité inférieure du tibia et donnera un tarse tétramère.

Au cours des mues, le tarse est souvent arraché, soit tout entier, soit partiellement ; mais, ici encore, la partie restante finira toujours par se détacher.

J'ai vu des Fourmis arracher par des tractions le tarse tout entier, quand elles s'attaquaient à *Periplaneta americana* et à *Panclhora maderae*.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LA RÉGÉNÉRATION APRÈS RÉSECTIONS EXPÉRIMENTALES CHEZ LES ORTHOPTÈRES PENTAMÈRES.

Ainsi qu'on a pu en juger par ce qui précède, la faculté régénératrice est bien plus marquée chez les Blattides que chez les Mantides, et que chez les Phasmides surtout.

Chez les représentants des deux premières familles, toute résection expérimentale opérée à un niveau quelconque de la région qui a comme limite supérieure la ligne idéale séparant les deux tiers supérieurs du fémur du tiers inférieur, et, comme limite inférieure, chez les Mantides, la ligne qui sépare le 3^e et le 4^e article du tarse, et chez les Blattides, l'extrémité libre du tarse, pourra être suivie de régénération avec substitution toutefois d'un tarse tétramère à un tarse pentamère.

Chez les Phasmides, les seules résections expérimentales susceptibles d'être suivies de régénération sont celles qui auront été pratiquées dans la région ayant comme limite supérieure la ligne idéale séparant les deux tiers supérieurs du tibia du tiers inférieur, et, comme limite inférieure, la ligne qui sépare le 3^e et le 4^e article du tarse. Quand les résultats de cette régénération ne sont pas défectueux et ne se rattachent pas au domaine de la tératologie, ils sont ordinairement représentés par un tarse tétramère ⁽¹⁾ à articles bien distincts, sans que la portion manquante du tibia ait toujours été

(1) Le cas du tarse pentamère signalé plus haut constitue une exception unique.

complétée, lorsque les sections ont été opérées dans le tiers inférieur du tibia. En ce qui concerne l'ensemble du membre, la loi de corrélation de croissance, — celle qui établit l'accord nécessaire entre les parties du corps dans le type spécifique, — n'est donc pas toujours observée dans ces régénérations.

Je me hâte d'ajouter que cette disproportion entre les articles du membre, quelquefois très manifeste au moment où ce dernier quitte son fourreau de vieille chitine, s'atténue ensuite au fur et à mesure que la croissance continue, mais ne disparaît pas complètement.

Elle existe d'ailleurs au début chez les Blattides, et encore plus chez les Mantides; mais, chez ces Orthoptères, les proportions normales entre les articles du membre sont, au plus tard, rétablies au moment de la deuxième mue venant après la mutilation.

Tandis que, chez les insectes des deux familles qui viennent d'être citées, le tarse du membre partiellement régénéré est presque toujours apte à rendre des services immédiats, il n'en est presque jamais ainsi chez les Phasmides. La plupart du temps, le tarse régénéré de ces derniers, au moment où il vient d'être mis en liberté par la mue, se montre avec des articles encore très imparfaitement séparés, à l'état de simple ébauche quelquefois. L'article terminal, celui qui portera la pelote et les crochets, est, pour le moment, dépourvu de ces parties. Dans ces conditions, le membre se trouve dans l'impossibilité de s'accrocher, d'adhérer aux corps voisins, dans l'impossibilité par suite de rendre de réels services à l'insecte. Ce sera plus tard seulement, lorsque les parties en question se seront formées et que les articles du tarse pourront jouer librement les uns sur les autres, que le membre sera vraiment utile au Phasme.

Si, chez les Blattides et les Mantides, le tarse d'un membre régénéré est, le plus souvent, apte à rendre des services immédiats, parce que ses articles sont bien délimités et ses crochets suffisamment développés, cela est dû à ce que, chez ces insectes, la rapidité de croissance des parties en voie de régénération est de beaucoup supérieure à celle qu'on observe chez les Phasmides.

La régénération d'un membre s'opère bien plus rapidement après autotomie qu'après résection expérimentale à un niveau quelconque. La règle est générale.

De même, un membre régénéré après autotomie a ordinairement ses différentes parties mieux proportionnées entre elles que ne le sont les parties constitutives d'un membre régénéré après résection

expérimentale. En un mot, la loi de corrélation de croissance se manifeste d'une façon bien plus évidente dans le premier cas que dans le second. La chose est surtout évidente en ce qui concerne la région tarsienne et il y aura lieu d'insister sur ce point tout à l'heure.

Les différences d'ornementation entre un membre régénéré après résection expérimentale et le membre opposé demeuré en place consistent surtout dans le nombre et la disposition des épines.

Chez les Phasmides, il y a souvent persistance assez prolongée d'une différence de coloration marquée entre la portion provenant d'une régénération, considérée principalement dans sa région terminale, et la portion constamment demeurée en place.

La teinte de cette région terminale en voie de croissance active est semblable, chez *M. inuncans* et chez *R. scabrosus*, à celle du membre encore pelotonné sur lui-même que donnait la régénération après autotomie. Il est à remarquer, d'ailleurs, que le passage d'une teinte à l'autre se fait graduellement et non brusquement sur un même membre, et qu'il n'existe pas de limite nettement arrêtée entre les deux teintes.

Cette différence de coloration tend, du reste, à s'atténuer assez rapidement. Elle ne persiste jamais après la deuxième mue faisant suite à la mutilation.

La tétramérie tarsienne est encore la règle pour les membres régénérés après résections expérimentales à différents niveaux chez les Blattides et les Mantides.

Chez les Phasmides, les régénérations les plus parfaites donnent aussi un tarse tétramère. Les tarses trimères bien constitués sont rares. Par suite de la délimitation imparfaite des articles, ces tarses sont le plus souvent, défectueux. A plus forte raison en est-il ainsi des tarses rabougris à deux ou à un seul article. De telles productions sont du domaine de la tératologie.

Dans le cas des régénérations qui nous occupent, comme dans le cas des régénérations après autotomie, les articles d'un tarse tétramère présentent encore entre eux des rapports numériques sensiblement constants. Toutefois, dans le cas des régénérations après résections expérimentales, il y aurait un peu plus tendance à de légers écarts entre les rapports. BATESON et BRINDLEY avaient signalé le fait pour les Blattides; de mon côté, je l'ai également constaté en ce qui concerne les Phasmides et les Mantides.

Les malformations des tarsi sont peu fréquentes chez les Mantides, et encore moins chez les Blattides. Elles consistent surtout en la délimitation imparfaite des articles, de J_2 et de J_3 ordinairement, et cela plus souvent que chez les tarsi régénérés après autotomie.

Chez les Phasmides, du moins chez les espèces que j'ai étudiées, la fusion partielle des deux articles tarsiens en question s'est présentée un nombre de fois assez élevé après résections expérimentales. Au contraire, une telle malformation était excessivement rare quand les régénérations étaient consécutives à l'autotomie.

Les malformations tarsiennes peuvent s'obtenir expérimentalement en opérant les résections obliquement. Les régénérations donneront ensuite de nombreux tarsi à articles incomplètement séparés, quelquefois même des tarsi à aspect coudé.

Quel que soit d'ailleurs le niveau auquel une résection oblique est opérée sur un membre, il en résulte souvent une régénération défectueuse.

Les autres malformations des membres régénérés après sections expérimentales sont identiques à celles qui ont été décrites dans le chapitre II; il n'y a donc pas lieu d'y revenir. La privation presque complète d'eau paraît aussi jouer un rôle dans l'apparition de productions tératologiques.

En résumé, le processus de régénération après résections expérimentales est de beaucoup inférieur au processus de régénération après autotomie. Le second l'emporte non seulement au point de vue de la rapidité de croissance, mais encore en ce qu'il donne un fémur complet, un tibia et un tarse dont les longueurs respectives forment entre elles des rapports numériques sensiblement constants.

IV. — ORTHOPTÈRES SAUTEURS.

A) Membres des deux paires antérieures. — Ce serait en vain que l'on essaierait de provoquer l'autotomie sur les membres des deux premières paires; mais, en opérant une forte traction sur ces membres, on arrive à les séparer du corps. La séparation s'opère rarement à l'articulation du fémur et du trochanter ⁽¹⁾; elle s'opère

(1) Il est même impossible quelquefois de la déterminer par traction en cet endroit. Chez *Gryllus capensis*, par exemple, je devais me servir de ciseaux pour opérer cette séparation.

le plus souvent à l'articulation de ce dernier avec la hanche. La mutilation qui en résulte est assez souvent mortelle pour l'insecte ; les muscles se déchirant irrégulièrement en formant une houppe frangée, et l'hémorragie étant abondante. Lorsque l'Orthoptère survit, s'il est encore à l'état de larve, la régénération peut se produire et donner un membre parfait si la séparation a eu lieu à l'articulation du fémur avec le trochanter, ou d'un moignon plus ou moins rudimentaire lorsque la séparation s'est effectuée à l'articulation du trochanter avec la hanche.

On arrive d'ailleurs à des résultats identiques, et souvent même plus satisfaisants, si les sections ont été pratiquées d'une façon plus régulière et plus nette au moyen de ciseaux. En opérant ainsi, l'insecte ne succombe que rarement à ses blessures.

La régénération des tarses s'opère facilement ⁽¹⁾. Cette région est fréquemment mutilée par suite des efforts que fait l'insecte pour la dégager pendant la mue. Cette régénération se constate encore après des résections expérimentales enlevant le tarse et une petite portion de la région terminale du tibia qui est régénérée aussi.

Chez les Locustides qui ont servi à mes expériences (*Phylloptera laurifolia* et *Conocephalus differens*), les régénérations donnent un tarse tétramère (la tétramérie est la règle chez les Locustides). Chez *Acridium rubellum*, représentant les Acridides, et chez *Gryllus capensis*, représentant les Gryllides, les tarses régénérés sont trimères comme ceux qu'ils ont remplacés. Chez les membres régénérés du dernier de ces deux insectes, les nouveaux tarses sont, en quelque sorte, plus massifs que les tarses normaux. Le troisième article est à peu près égal au premier, tandis que, pour le tarse normal, il est sensiblement plus long que le premier. Enfin, le deuxième article qui, dans le tarse ordinaire, est très petit et presque entièrement caché, est bien visible dans le tarse régénéré. La différence est surtout appréciable pour les membres postérieurs.

On dirait que le tarse régénéré représente une des positions de

(1) Chez les Orthoptères sauteurs, les parties en voie de régénération croissent lentement, de sorte que l'expérimentateur serait d'abord tenté de croire que cette régénération n'existe pas. Aussi, un membre régénéré n'arrive-t-il jamais à égaler en longueur le membre opposé demeuré en place, et est-il souvent incapable de rendre de réels services. C'est cette lenteur de croissance qui aura probablement amené GRABER [67] à conclure trop hâtivement à l'absence de régénération des tarses.

stabilité organique intermédiaires entre la forme normale actuelle et une forme ancestrale.

Je dois ajouter que, chez les Locustides et chez les Gryllides, le tibia des membres antérieurs régénérés ne possède plus l'appareil tympanique qui existait sur le membre primitif.

En résumé, pour les membres des deux paires antérieures, la faculté régénératrice est presque limitée à la région tarsienne et au point d'articulation du fémur avec le trochanter. Elle est à peu près nulle aux autres points.

B) Membres de la paire postérieure. — Pour les membres postérieurs ou pattes sauteuses, la régénération ne se constate qu'à la suite de sections pratiquées dans le tarse. Au-dessus de cette région, les résections expérimentales entraînent l'autotomie. Je ne connais que de rares exceptions à la suite de sections opérées dans la région formée par les 2 ou 3 millimètres inférieurs du tibia. Il y a dans ce cas reproduction du tarse.



CHAPITRE IV.

PHÉNOMÈNES HISTOLOGIQUES DE LA RÉGÉNÉRATION.

I. — *TECHNIQUE HISTOLOGIQUE.*

Tous ceux qui ont entrepris des recherches histologiques sur les Arthropodes ont rencontré de réelles difficultés quand il s'est agi de faire des coupes à travers la chitine.

Pour ma part, je les ai connues, et j'ai dû essayer plusieurs procédés avant d'en arriver à celui que j'ai définitivement adopté.

J'ai d'abord tenté de ramollir la chitine par l'emploi de l'eau de Javel à $1/5$ ou par celui de l'acide nitrique à $3/100$ dans l'alcool à 70° . Les résultats obtenus ont été des plus médiocres.

L'action de l'acide chromique en solution à $1/100$ mélangée à parties égales avec l'acide chlorhydrique étendu à $1/100$ s'est montrée beaucoup moins défectueuse. Les coupes s'opéraient ensuite assez facilement après inclusion à la paraffine additionnée de quelques gouttes d'une solution de caoutchouc, selon le procédé recommandé par LOWNE [90]. Le mélange des deux acides offrait toutefois un inconvénient qui était loin d'être négligeable : si les tissus paraissaient, il est vrai, peu altérés, ils étaient cependant devenus difficilement colorables.

C'est alors que j'essayai le procédé d'inclusion à la celloïdine préconisé par H.-H. FIELD et J. MARTIN [91], sans ramollissement préalable de la chitine (¹). Je n'ai eu qu'à m'en louer ; aussi, je crois qu'on ne saurait trop le recommander aux histologistes qui auront à pratiquer des coupes dans une chitine quelque peu épaisse.

Voici en quoi consiste ce procédé tel qu'il a été modifié par L. SEMICHON.

Les pièces préalablement fixées sont plongées de 6 à 12 heures, dans l'alcool à 90° ; puis de 10 à 12 heures, dans un mélange à parties égales d'alcool absolu et d'éther.

(¹) Il m'est très agréable d'adresser ici mes remerciements à M. L. SEMICHON qui m'a enseigné l'emploi de ce procédé tel qu'il l'a avantageusement modifié lui-même.

A ce mélange d'alcool et d'éther contenant la pièce, on ajoute ensuite, par doses successives espacées de 12 en 12 heures environ, de la celloïdine de SCHERING dissoute dans l'éther. La solution versée étant épaisse, la pièce baignera au bout de peu de temps dans un liquide très sirupeux auquel on aura ajouté quelques fragments de camphre.

Pour obtenir de bons résultats, il faut bien évaluer à 5 ou 6 jours le temps nécessaire à cette série d'opérations.

L'objet est alors retiré de la solution sirupeuse et plongé pendant 1 ou 2 heures dans du chloroforme additionné de camphre.

On procède ensuite à l'inclusion dans la paraffine, comme elle se fait d'habitude. La pièce est laissée à l'étuve pendant une heure et demie ou deux heures, de façon à être bien pénétrée par la paraffine qui vient peu à peu se substituer au camphre ; après cela elle peut être immédiatement coupée au microtome.

Pour mes recherches histologiques j'ai surtout utilisé des larves de *Raphiderus scabrosus* fixées par l'alcool à 90°. Mes préparations étaient colorées à l'éosine et à l'hémalun.

II. — DESCRIPTION DES PHÉNOMÈNES HISTOLOGIQUES.

A) Régénération après autotomie. — Jusqu'à la première mue venant après la mutilation, les parties en voie de régénération demeurent entièrement cachées sous la production cicatricielle.

Cette dernière très visible sur les figures 18 et 19 (*p.c.*), est constituée par la portion de la membrane hémostatique demeurée en place ⁽¹⁾, renforcée en quelque sorte par du sang coagulé qui a pénétré entre les mailles de sa trame lâche. Le tout forme un disque de coloration brun foncé, d'aspect légèrement stratifié sur une coupe.

C'est sous ce disque rigide qu'ont lieu les phénomènes d'histolyse et d'histogenèse qui vont maintenant être décrits.

Une assise d'abord simple de cellules hypodermiques vient rapidement tapisser la face interne de la production cicatricielle (fig. 18, *h.v.*). Ces cellules semblent provenir des divisions succes-

(1) L'autre moitié a été entraînée à la surface de section de la partie caduque du membre autotomisé. Au moment de l'exuviation, la production cicatricielle demeure en place sur la vieille enveloppe cuticulaire qui est rejetée et qui représente les contours exacts de l'insecte.

sives des éléments hypodermiques (*h.b*) qui occupent les bords de la section autotomique et sont directement en contact avec le disque

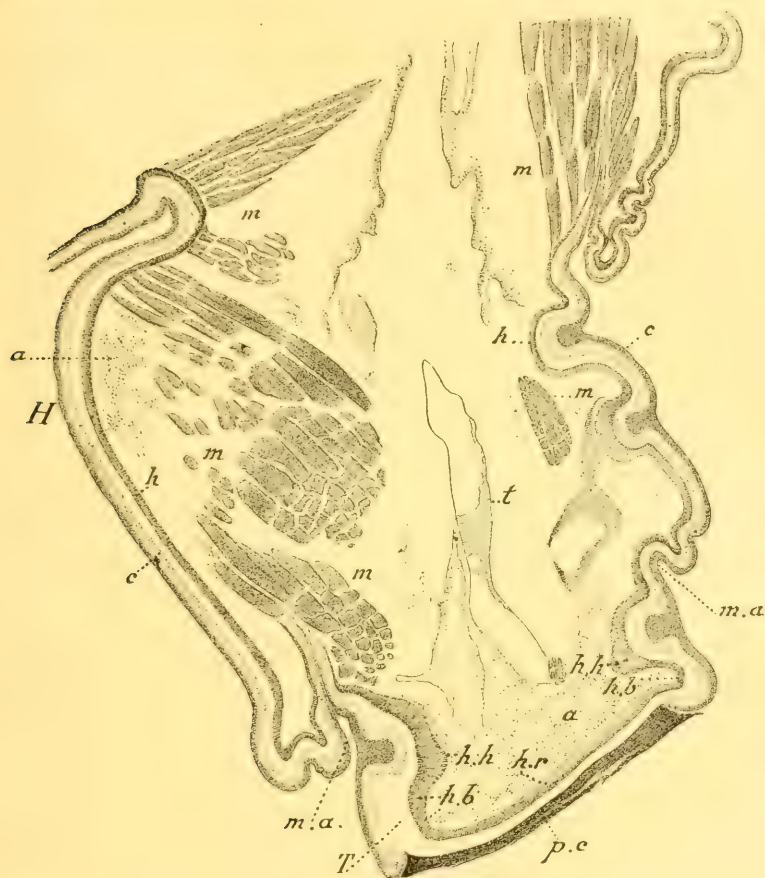


FIG. 18. — Section longitudinale à travers le moignon d'un membre autotomisé de *Raphiderus scabrosus* (larve). (X 55).

Il n'existe pas encore de traces de régénération proprement dite, mais l'hypoderme (*h.r*) est venu recouvrir la face interne de la production cicatricielle (*p.c*). *H*, hanche ; *T*, trochanter ; *m.a*, membrane articulaire ; *c*, chitine avec couches profondes de coloration plus claire que les couches superficielles ; *h*, hypoderme normal ; *h.h*, cellules hypodermiques épaissies ; *h.r*, hypoderme de formation récente ; *a*, amibocytes ; *m*, muscles ; *t*, trachée.

cicatriciel (dans la préparation que représente la fig. 18, l'hypoderme commence à se détacher de la cuticule).

A peine formée, cette assise sécrète de la chitine qui se dépose directement au contact du disque, en continuité parfaite avec les couches chitineuses de production récente formant la couche tégumentaire profonde du corps entier.

Après que l'hypoderme est venu tapisser la face interne de la production cicatricielle et que, dans cette région terminale, il s'est épaissi notablement en multipliant ses cellules, il se produit un stade de repos qui dure jusqu'aux approches de la période de jeûne et de demi-immobilité venant directement avant la mue.

Ce stade de repos prend fin lorsque l'hypoderme, se détachant de la production cicatricielle et des parois chitineuses du moignon, commence à remonter à l'intérieur de la cavité coxale. On constate alors qu'une modification s'opère à peu près progressivement à partir de la partie proximale jusque vers l'extrémité libre de ce moignon. L'hypoderme augmente de hauteur au voisinage de cette extrémité libre et se décompose en hautes cellules allongées (*h.h.*), légèrement rameuses, et dont les prolongements basaux paraissent être en rapport avec d'autres éléments situés dans la cavité. La portion tout à fait terminale est au contraire formée par des cellules sensiblement moins hautes, caractérisées par l'importance du noyau et le faible développement du cytoplasma.

Dans toute la cavité du moignon, on note une proportion considérable de leucocytes (fig. 18, *a*) à cytoplasma généralement bien différencié et à noyaux volumineux. Plusieurs de ces derniers sembleraient en voie de division indirecte. A côté de ces leucocytes, on observe une série de cellules fusiformes ou étoilées à prolongements anastomosés formant en certains endroits une sorte de réseau. Il est à remarquer que l'on trouve toutes les transitions entre les amibocytes les plus typiques et les cellules les plus ramifiées. Un grand nombre de ces amibocytes renferment des débris de cellules en voie de digestion, dans une vacuole.

Au stade qui vient ensuite on constate que le mouvement de retrait de l'hypoderme vers le haut de la cavité du moignon s'est accentué. C'est alors qu'on voit poindre l'évagination en forme de papille qui représente l'ébauche du futur membre.

L'hypoderme qui constitue les parois de cette papille offre encore l'aspect précédemment décrit. Au-delà de la limite des cellules à prolongements, il est représenté par une couche à cytoplasma peu développé. Au fur et à mesure qu'on approche de l'extré-

mité, on se trouve en présence d'une sorte de magma dans lequel on reconnaît surtout des leucocytes remplis d'inclusions cellulaires (Pl. VI, fig. 1, a_1 , a_2). Les phénomènes de macrophagie sont très actifs.

Les cellules à prolongements ou cellules ramifiées forment un réseau d'une grande netteté (Pl. VI, fig. 1, *ce*).

Certains faisceaux musculaires très voisins de la papille commencent à entrer en voie de dégénérescence granuleuse.

Avant d'aller plus loin, il convient d'insister sur le mode de reconstitution de l'hypoderme dans la région de la papille. Les choses semblent se passer de la façon suivante.

Immédiatement après l'augmentation en hauteur des cellules à extrémités rameuses, cellules formant à proprement parler une couche, on voit apparaître des éléments imparfaitement ordonnés, caractérisés par des contours irréguliers, de gros noyaux et un cytoplasma relativement peu développé. Ces éléments accroissent progressivement leur cytoplasma, s'accolent les uns aux autres, forment une couche régulière et constituent un nouvel hypoderme massif qui, en augmentant de hauteur, tend à reconquérir les caractères de l'hypoderme normal.

En somme, l'impression fournie par les premiers stades de la régénération est celle-ci : la plaie est obturée par un bouchon d'amibocytes qui sont le siège d'une macrophagie active. Au voisinage de la ligne de cassure, l'hypoderme du moignon demeuré en place se modifie ainsi : à l'extrémité proximale de ce moignon, ses cellules augmentent de taille et se présentent comme des éléments allongés, volumineux ; à l'extrémité distale, il donne naissance à des cellules présentant des caractères embryonnaires et formant d'abord une couche discontinue, puis semblable ensuite à l'hypoderme dont elles dérivent. Accessoirement, on note des phénomènes de macrophagie dans la cavité du moignon et de la dégénérescence musculaire.

Pendant les stades suivants, on voit la papille s'allonger puis se pelotonner sur elle-même ou s'enrouler en spirale. A l'intérieur de cette papille, les éléments à prolongements anastomosés dont il a été question au début semblent proliférer et constituer un tissu qui remplit l'espace limité par l'hypoderme. On aperçoit dans ce dernier d'assez nombreux leucocytes remplis d'inclusions.

La figure 19A montre l'ébauche du jeune membre enroulé sur

lui-même. La même ébauche, coupée suivant xy , est représentée par la figure 19 B. Le plan sécant l'a rencontrée en trois régions (p_1 , p_2 , p_3).

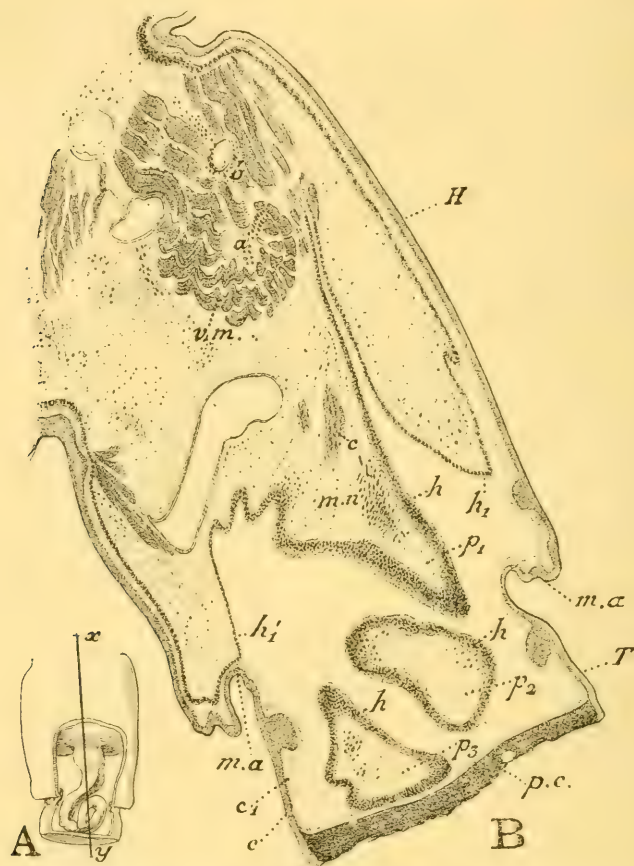


FIG. 19. — Section à travers le moignon d'un membre autotomisé de *R. scabrosus* (larve) montrant l'ébauche du membre de remplacement.

A) Schéma destiné à indiquer la direction du plan sécant xy .

B) Section longitudinale suivant xy . ($\times 50$). — *H*, hanche; *T*, trochanter; *m.a*, membrane articulaire; *c*, couches superficielles de la chitine, de coloration plus foncée que les couches profondes *c*. Le plan sécant rencontre trois fois l'ébauche du membre de remplacement, en p_1 , en p_2 et en p_3 . Après s'être décollé des parois chitineuses, l'hypoderme h_1 est remonté vers le haut de la cavité coxale; *h*, hypoderme de la papille; *p.c.*, production cicatricielle; *m.n.*, muscles de néoformation; *v.m.*, vieux muscles de la cavité coxale, en voie de dégénérescence; *a*, *b*, phagocytes. L'enroulement de la papille a entraîné la torsion des fibres des vieux muscles *v.m.*

Le tissu d'aspect mésenchymateux formé par les cellules étoilées anastomosées paraît donner naissance aux fibres qui constitueront les muscles de la portion de remplacement en voie de développement. L'aspect de ces néoformations musculaires est représenté dans la planche qui accompagne ce travail (Pl. VI, fig. 5, *f, f'*). On les voit aussi sur la figure 19 (*m. n.*), en place près de la couche hypodermique (*h*) de la papille (*p₁*).

En même temps que l'hypoderme forme l'ébauche du membre, lui donne ses contours généraux et commence dans certains cas à sécréter son squelette chitineux, en même temps aussi que les cellules étoilées paraissent donner naissance à des fibres musculaires, on constate que des changements s'opèrent dans le moignon. Les phénomènes d'histogenèse ou de régénération marchent de pair avec des phénomènes d'histolyse ou de dégénérescence. Ces derniers ont pour siège les tissus remplissant l'étui chitineux du moignon demeuré en place après l'autotomie. Exception faite pour le muscle abducteur (*ab. c.*, fig. 1, chap. I) et le muscle adducteur (*ad. c.*, même figure) de la hanche, logés dans le thorax, et dont les tendons seuls pénètrent quelque peu dans le moignon, tous les muscles de la cavité coxale subiront une véritable refonte (muscle fléchisseur *f* et muscles extenseurs *g. c. t.*, et *p. c. t.*, fig. 1).

Par le fait même que la papille ou ébauche du futur membre, au fur et à mesure qu'elle se développe, vient exercer une compression de plus en plus forte sur eux et entraîne par sa propre torsion celle de leurs fibres, des phénomènes de dégénérescence ne tardent pas à apparaître dans ces muscles, qui se trouvent dans les conditions de nutrition les plus défavorables et chez lesquels toute activité fonctionnelle a disparu.

La concomitance des phénomènes d'histolyse et des phénomènes d'histogenèse est très nette sur la figure 19, dessinée d'après une préparation histologique.

Les tissus en voie de dégénérescence sont visibles surtout en trois régions (*a*, *b*, *c*) ; des phagocytes sont très abondants en *a* et en *b*. Quant aux tissus en voie de formation (*m. n.*), il en a déjà été question.

Lorsque la phagocytose entre en action, la dégénérescence a déjà nettement commencé chez les vieux muscles. Ici, les phagocytes n'interviendraient qu'en second lieu (¹).

(¹) Ce fait est fréquent chez les Arthropodes, ainsi que l'indiquent surtout les intéressantes recherches d'ANGLAS [302, 304].

Les figures 3 et 4 de la planche qui accompagne ce travail représentent des fibres musculaires en voie de dégénérescence. Sur la figure 3, le contour des fibres semble s'effacer en certaines régions où la striation tend à disparaître. Au contact immédiat de ces fibres, les amibocytes sont très abondants.

Les fibres musculaires prennent un aspect déchiqueté ou érodé sur la figure 4 (f_1). Un amibocyte (a_1) a découpé une échancrure bien nette dans la substance du muscle. En ce point, la phagocytose est évidemment très marquée.

Il est d'autres éléments qui semblent jouer un rôle dans les phénomènes de phagocytose. Je veux parler d'amas de cellules ressemblant à du tissu conjonctif et plus particulièrement à du tissu adipeux. Ces cellules accompagnent le plus souvent les trachées. Quelques-unes d'entre elles, se séparant des autres, viennent fréquemment s'insinuer entre les fibres musculaires en voie de dégénérescence et semblent les attaquer.

D'autres cellules, qui paraissent également de nature conjonctive, forment par endroits un réseau (Pl. VI, fig. 2, *t.c*) qui pénètre entre les fibres et les dissèque, en quelque sorte. En certains points, les fibres musculaires sont enserrées par le tissu ainsi formé et on a l'impression d'une sclérose. Parmi les éléments ainsi enserrés, quelques-uns subissent la dégénérescence granuleuse (f_1).

Il ne m'a pas encore été donné de suivre le mode de reconstruction des muscles de remplacement dans la cavité qui correspondra à la hanche du nouveau membre ⁽¹⁾. Mais, quel qu'il soit, il est certain qu'il y a remaniement complet de la partie demeurée en place après autotomie. Ici, le phénomène de régénération ne se borne donc pas à un simple processus de bourgeonnement ayant comme point de départ la surface de section du moignon. Il y a refonte des parties constitutives de ce moignon (hanche et trochanter).

Les articulations font leur première apparition sous la forme d'invaginations hypodermiques ou de replis circulaires, en

(1) Les membres en voie de régénération des nombreuses larves de *R. scabrosus* et de *M. inuncans* que j'ai rapportées de la Réunion, fixées dans l'alcool à 90°, n'atteignaient pas un stade plus avancé que celui représenté par la figure 19. Les insectes, recueillis avant mon départ, n'avaient pu être gardés assez longtemps vivants après les mutilations autotomiques.

Bien des points de cette étude histologique demandent par suite à être complétés et le seront dès mon retour à la Réunion. Je pourrai alors employer, sur des spécimens bien fixés, l'excellente technique qui m'a été enseignée par le Dr A. PETIT.

commençant par l'extrémité proximale du membre ; de sorte qu'on voit successivement se dessiner le fémur, puis le tibia et le tarse. Ce dernier est d'abord représenté par un segment unique qui se divise bientôt en 4 articles. Le 4^e article avec rudiments de pelote et de crochets est celui qui se distingue en premier lieu. Le 3^e article est légèrement en retard sur les autres et est sculpté pour ainsi dire dans la substance du 2^e.

Le processus histologique de la régénération après autotomie est identique chez les Phasmides, les Mantides et les Blattides. Pour les représentants de ces deux dernières familles, il y a encore refonte des muscles qui emplissent la cavité de la hanche, à l'exception toutefois de l'abducteur (*ab.c*) et de l'adducteur (*ad.c*, fig. 2, chapitre I) de la hanche, logés en grande partie dans la cavité thoracique. Les muscles qui subissent la dégénérescence sont donc le fléchisseur et l'extenseur (*f.t* et *e.t*, fig. 2) de l'article résultant de la soudure du trochanter et du fémur. Il y a aussi dégénérescence des lambeaux des muscles extenseur et fléchisseur du tibia (*c.ti* et *f.ti*, fig. 2, B).

B) Régénération après résections expérimentales en diverses régions des membres. — Après formation de la production cicatricielle, les cellules hypodermiques les plus rapprochées de la section, disposées en un cercle de bordure qui repose sur le disque de sang coagulé, se multiplient par divisions successives, de façon à donner naissance à une couche composée d'abord d'une assise unique qui vient tapisser la face interne de cette production cicatricielle. Après une période plus ou moins longue, il y a ensuite décollement de l'hypoderme et formation d'une papille par un processus absolument identique à celui qui a été décrit à propos de la régénération après autotomie.

Les muscles que la résection expérimentale a rencontrés sont le siège de phénomènes d'histolyse. Ils sont ensuite réédifiés, en même temps que la partie manquante du membre est régénérée.

Ainsi que cela a déjà été dit, la partie en voie de régénération demeure entièrement cachée sous la production cicatricielle, jusqu'à ce qu'une mue vienne libérer le membre.

La figure 20 donne en coupe longitudinale l'aspect offert par le moignon d'un fémur qui, chez une larve de *Raphiderus scabrosus*,

avait été sectionné à 3^m/_m environ au-dessous du sillon fémoro-

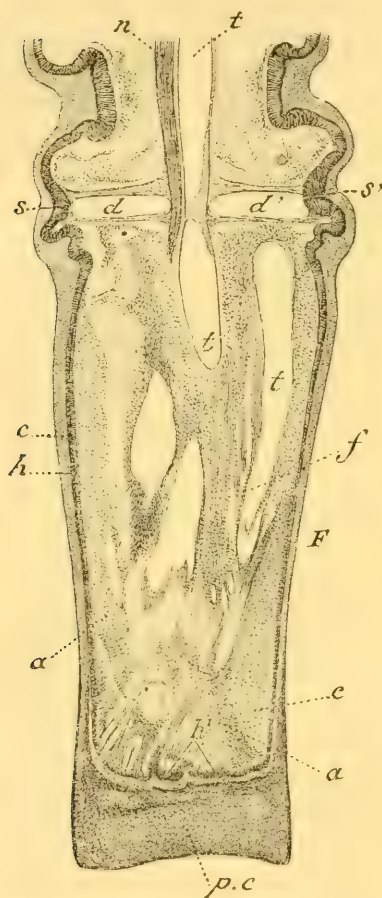


FIG. 20. — Section longitudinale à travers un moignon constitué par la hanche, le trochanter et une petite portion de fémur *F*. (larve de *R. scabrosus*). — *p.c*, production cicatricielle très épaisse; *ss'*, sillon fémoro-trochantérien; *dd'*, membrane hémostatique; *n*, nerf; *t*, trachée; *c*, chitine; *h*, hypoderme normal; *h₁*, hypoderme recouvrant la face interne de la production cicatricielle; *α*, amas considérables d'amibocytes; *e*, exsudat; *f*, fibres musculaires en voie de la dégénérescence granuleuse. (× 30).

trochantérien. Ce moignon était demeuré en place après mutilation. L'hypoderme est venu tapisser la production cicatricielle, d'une épaisseur considérable. Tous les muscles situés au-dessous du diaphragme hémostatique sont en voie de dégénérescence très accusée. Ils sont envahis par une quantité considérable d'amibocytes baignant dans du sang. En certains points, ils sont réduits en une masse granuleuse ayant perdu toute apparence fibrillaire.

Vers la partie terminale du moignon, on constate la présence de cellules ramifiées et anastomosées, formant une sorte de réseau dans lequel viennent se perdre les prolongements des cellules hypodermiques de cette portion terminale. Ici, tout semble indiquer qu'il n'y aurait pas eu régénération à proprement parler. Tout se serait borné à prolonger quelque peu le moignon en donnant une sorte de papille de quelques millimètres à peine de longueur, analogue aux rudiments informes dont il a été question dans le chapitre III.

La figure 20 montre nettement la membrane hémostatique (*dd'*), composée de deux

couches situées de part et d'autre du sillon fémoro-trochantérien (ss'). Elle est traversée vers son centre par le nerf mixte de la patte et par le tronc trachéen principal, sur les parois duquel elle vient s'appliquer. Ainsi que R. DE SINÉTY, j'ai constaté que les cellules constituant cette membrane présentaient les caractères d'éléments hypodermiques modifiés, allongés radialement.

Comme je l'ai déjà dit, le mode de formation de la papille est toujours le même, qu'il s'agisse de régénération après autotomie ou de régénération après des résections expérimentales en diverses régions des membres. En un mot, le processus tout entier de la régénération est absolument identique dans les deux cas. De plus, chez les Mantides et chez les Blattides, il est entièrement semblable à ce que l'on observe chez les Phasmides.

Le tissu qui joue le rôle principal dans la régénération est l'hypoderme. Il donne le tégument et le squelette chitineux du membre de remplacement. C'est par suite lui qui dessine les contours généraux et la forme définitive de ce membre, avec ses articulations et son tarse tétramère caractéristique.

Les muscles semblent, en grande partie du moins, prendre naissance dans le tissu d'aspect mésenchymateux composé de cellules étoilées anastomosées.

Le fait que la faculté régénératrice ne se manifeste pas sur toute la longueur du membre indique qu'il existe des régions ou zones où la faculté régénératrice est localisée. Toutes les cellules de l'hypoderme n'auraient donc pas une constitution identique, bien que le microscope soit impuissant à déceler la moindre différence entre les cellules hypodermiques des régions où la régénération peut s'opérer et celles des régions où les mutilations sont simplement suivies de cicatrisation (1).

(1) Il n'en serait peut-être pas de même de l'analyse chimique, en admettant qu'elle fût possible. Contrairement à l'idée émise par GOODSIR [44] on ne trouve donc aucun germe d'aspect on de forme spéciale, constituant une sorte d'ébauche du membre de remplacement formée d'avance. GOODSIR croyait avoir découvert un semblable germe, apparent sur la surface de section autotomique, chez le Crabe commun. Ce que l'on voit en réalité sur cette surface, surtout dans le voisinage du foramen correspondant à la section de l'artère du membre, c'est une quantité considérable d'amibocytes et aussi de nombreuses petites concrétions sous forme de minuscules disques ovales que l'on considère ordinairement comme chargés de glycogène. Il se pourrait que GOODSIR ait cru voir en ces amas de corpuscules, très abondants au voisinage des plaies, le germe d'un membre de remplacement.

Les cellules hypodermiques formant l'assise simple qui est venue tapisser la face interne de la production cicatricielle sont dues, on le sait, à des divisions répétées des éléments hypodermiques de la paroi du moignon. Si les éléments dont elles proviennent, et qui sont précisément ceux qui ont été rencontrés par la section opérée, possèdent la faculté régénératrice, il en sera de même pour elles toutes. Dans ce cas, après que l'assise qu'elles forment aura cessé d'adhérer à la production cicatricielle et qu'elle aura pu remonter quelque peu à l'intérieur de la cavité coxale, elles seront capables de donner naissance à l'ébauche du futur membre. Mais, si les éléments dont les divisions successives leur ont donné naissance appartiennent à une région d'où la faculté régénératrice soit absente, elles seront incapables de donner des traces de régénération, et, même après décollement, tout se bornera à une simple cicatrisation.

Comme cette assise hypodermique régénératrice, tapissant la face interne de la production cicatricielle, a fait son apparition immédiatement après la formation de la dite production, et par conséquent avant le décollement et le retrait de l'hypoderme vers le haut de la cavité coxale, la régénération correspond donc bien à des régions déterminées et il est parfaitement légitime de parler ici de localisations de la faculté régénératrice. Ce sont des localisations momentanées, si l'on veut, mais elles n'en existent pas moins.

J'insisterai, en terminant, sur le rôle que joue l'hypoderme dans la formation des articulations destinées aux membres de remplacement. J'ai déjà dit que les articulations faisaient leur première apparition sous la forme d'invaginations hypodermiques ou de replis circulaires, en commençant par l'extrémité proximale de l'appendice, de sorte qu'on voyait successivement se dessiner le fémur, puis le tibia et le tarse.

Les replis hypodermiques s'avancent assez profondément vers le centre de la lumière de la papille (fig. 21 A) ⁽¹⁾. Plus tard, ces replis s'étireront en quelque sorte, et les deux feuillets qui les constituent ne demeureront plus accolés (fig. 21 B, a_1 , a_3 , a_4). C'est ainsi que se forme une membrane articulaire à la place de l'invagination primitive.

(1) Cette figure est absolument schématique. Elle représente, d'une façon générale, un membre d'Arthropode avec soudure du deuxième et du troisième article, disposition offerte toutes les fois que l'autotomie existe d'une façon bien nette.

Si l'on suppose maintenant que, par exception, les deux feuillets hypodermiques d'une seule des articulations demeurent accolés (fig. 21 B, a_2) et que la sécrétion de chitine se fasse normalement sur toute la surface libre et extérieure de l'hypoderme, voici ce que l'on devra constater. Tandis que les segments I et II, III et IV, IV et V, seront distincts et reliés par une membrane articulaire bien nette, les articles II et III seront maintenus en contact intime l'un avec l'autre sans aucune mobilité. En face de la dépression de la surface hypodermique qui correspond au repli et qui dessine un sillon extérieur, la chitine se déposera en dessinant elle-même un sillon, seule trace de délimitation qui persistera entre les articles II et III. L'hypoderme constituant le repli interne perdra sa fonction sécrétrice tout en conservant l'aspect d'un disque évidé en son centre et tendu à travers la lumière du tube chitineux.

Or, il semblerait que les choses se soient passées précisément ainsi en ce qui concerne, chez les Phasmides, l'ébauche primitive de l'articulation placée entre le trochanter et le fémur. Cette articulation demeure pour ainsi dire toujours à l'état embryonnaire. Elle a dû fonctionner librement autrefois chez des formes ancestrales; puis, par suite de circonstances dont la possibilité sera invoquée dans le chapitre suivant, elle se serait ankylosée, le fémur tendant à venir en contact intime avec le trochanter.

Mais, avant de pouvoir affirmer que la membrane hémostatique n'est autre chose que le repli hypodermique modifié correspondant à la première ébauche de l'articulation fémoro-trochantérienne, il est indispensable de faire toute une série de recherches histologiques, de façon à obtenir, sous forme de coupes, tous les stades intermédiaires entre l'apparition du repli et le moment où la membrane hémostatique montre nettement l'aspect qui la caractérise. Alors seulement il sera possible de conclure. Dès mon retour à la Réunion, j'entreprendrai ces recherches.

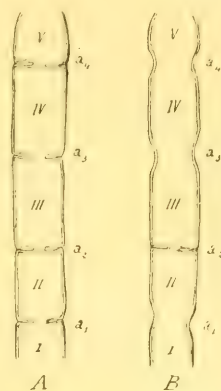


FIG. 21. — Figure schématique destinée à expliquer le mode de formation des articulations des membres chez les Arthropodes.

III. — *CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LE PROCESSUS HISTOLOGIQUE DE LA RÉGÉNÉRATION.*

Je commencerai par indiquer quelle est, à mon avis, la cause qui paraît le plus fréquemment s'opposer au processus de la régénération.

Je crois que cette cause consiste dans l'impossibilité où se trouverait quelquefois l'hypoderme de se détacher à temps de la paroi chitineuse du moignon et surtout de la production cicatricielle, pour remonter vers la partie supérieure de la cavité coxale afin de former une évagination ou papille, première ébauche du futur membre.

Pour bien comprendre cette particularité, il est indispensable de connaître comment s'opère la mue, ou plutôt le phénomène qui précède la mue et la prépare. Je veux parler de l'apparition de la couche ou zone intermédiaire entre la vieille chitine et la chitine nouvelle.

D'après PANTEL [98], voici comment les choses se passeraient : « L'activité formatrice présidant à la sécrétion de la chitine, qui siègeait à la périphérie même de l'hypoderme ou couche chitinogène et y organisait, les unes derrière les autres, les strates cuticulaires, se transporte à une certaine profondeur, ce qui délimite une zone protoplasmique intercalaire enclavée entre deux feuillets chitineux, l'un externe destiné à être rejeté, l'autre interne en voie de formation. Cette zone intermédiaire se modifie aussitôt, devient hyaline, molle et semi-liquide, comme si la trame protoplasmique interposée était progressivement résorbée et dissoute... Le clivage de la cuticule par la formation d'un feuillet nouveau à distance de l'ancien, avec modification concomitante de la zone protoplasmique interposée, a un double but : 1° permettre la formation de nouveaux accidents cuticulaires (fil spiral des trachées, poils, épines, tubercules) qui puissent librement se développer dans un milieu peu consistant et demeurer protégés jusqu'à l'époque où ils auront acquis assez de dureté, la cuticule ancienne étant simplement jetée à la manière d'un pont sur les parties saillantes ; 2° préparer sans le réaliser prématurément le décollement de la vieille cuticule (1) ».

(1) Ce n'est qu'au moment même de la mue qu'on voit apparaître une couche liquide entre les deux cuticules. PANTEL, VERNON, PLOTNIKOW, qui ont étudié ce phénomène, ne sont pas toujours d'accord sur le mécanisme intime de l'exuviation.

La formation de la couche ou zone intermédiaire semi-liquide laisse donc pour ainsi dire du jeu entre l'ancienne et la nouvelle enveloppe cuticulaire. C'est ce qui permet de grandir à la larve de l'Arthropode. Grâce à des divisions cellulaires et à des plissements de sa surface hypodermique, le corps, tout en augmentant de dimensions, trouve place sous la vieille enveloppe.

Sous cette dernière, un appendice peut augmenter le nombre de ses articles. C'est ainsi que, cachée dans son vieux fourreau cuticulaire à 25 articles, chacune des antennes de la nymphe de *Raphiderus scabrosus* va s'enrichir de 2 nouveaux articles et apparaîtra avec 27 divisions lors de la mue qui transformera la nymphe en insecte parfait.

Bien plus, sous l'ancienne cuticule, au corps d'un Myriapode, d'un Scutigère, par exemple, peut venir s'ajouter, entre deux mues consécutives, un anneau ou segment nouveau. C'est seulement après l'exuviation qu'il sera possible de constater que le Myriapode compte un segment de plus.

Par suite de ces plissements de la surface hypodermique, à peine recouverte d'une pellicule de chitine extrêmement mince et complètement molle, il y a déplacement relatif des articles des membres par rapport aux divisions correspondantes de la vieille enveloppe cuticulaire formant fourreau. C'est ainsi qu'il n'y a plus concordance parfaite entre les délimitations des articles des membres et celles des articles correspondants de leur vieux squelette chitineux encore en place, les extrémités des membres tendant à remonter à l'intérieur du fourreau, grâce précisément à la présence de la couche semi-liquide ne permettant qu'une adhérence bien imparfaite. Pour citer un exemple, chez les larves d'Orthoptères on voit, après apparition de la zone hyaline, le tibia tendre à se déplacer quelque peu à l'intérieur du segment qui lui correspond sur le fourreau de vieille chitine, pour remonter légèrement et par glissement dans le segment de ce fourreau qui correspond normalement au fémur.

Après ces détails, il va maintenant être facile de comprendre quelle est la cause qui peut empêcher l'hypoderme de remonter vers la partie supérieure de la cavité coxale.

C'est l'apparition de la couche intermédiaire hyaline et semi-liquide qui permet à l'hypoderme de cesser d'adhérer fortement à la production cicatricielle et le laisse ensuite remonter à l'intérieur de

la cavité du moignon sous l'influence surtout de la traction exercée par les muscles situés au-dessus de la section.

Si, par suite de persistance d'adhérence en certains points de la région terminale du moignon ou même de la région latérale du tube chitineux, l'hypoderme est empêché de se détacher et de remonter, l'apparition de la papille qui doit constituer l'ébauche du futur membre sera retardée jusqu'au moment où se produira enfin ce décollement complet; et, si ce dernier ne s'effectue qu'au moment de la dissolution définitive de la couche intermédiaire, c'est-à-dire au moment même de l'exuviation, aucune trace de régénération ne pourra être constatée quand la vieille enveloppe cuticulaire aura été détachée du corps ⁽¹⁾. Cependant le membre pourra être régénéré dans la suite, pendant l'intervalle de temps qui s'écoulera entre la mue venant de se produire et la mue suivante.

Le processus de régénération ne peut donc commencer qu'à partir du moment où il y a apparition de la couche hyaline. Il est par suite entièrement sous la dépendance du phénomène de la mue.

Si la couche cicatricielle était douée d'élasticité et pouvait se distendre ou se déchirer sous la poussée des cellules hypodermiques en voie de croissance qui tapissent sa face interne, la formation de l'évagination ou papille serait immédiatement possible et il n'y aurait pas la période de repos ou d'attente qui se prolonge jusqu'à l'apparition de la couche semi-liquide.

Il est intéressant de comparer ces détails avec ceux que l'on constate chez les Crustacés. On sait que chez les Décapodes brachyures, le membre en voie de régénération après autotomie est, dès le début de sa formation, visible extérieurement. L'explication de cette différence devient maintenant facile.

Chez ces Crustacés, la plaie consécutive à l'autotomie est simplement protégée par la membrane hémostatique très élastique et à peine recouverte elle-même extérieurement par une petite pellicule translucide et d'épaisseur insignifiante de sang coagulé. L'assise

(1) On voit quelquefois une larve de Phasme, de Mante ou de Blatte, à laquelle deux membres auront été enlevés par autotomie, régénérer seulement l'un de ces deux appendices malgré l'abondance de la nourriture et malgré les conditions les plus favorables de température. Dans ce cas, il me semble très plausible d'invoquer la cause dont il vient d'être longuement question: ce serait l'adhérence de l'hypoderme à la paroi du moignon qui empêcherait la formation de la papille et par suite la régénération pour l'un des deux membres.

hypodermique qui est venue tapisser le côté interne de ce diaphragme obturateur ⁽¹⁾ n'a au-dessus d'elle qu'une surface flexible et très extensible, qu'elle peut pousser devant elle ⁽²⁾, lorsque ses cellules tendent à croître pour former une évagination. Il lui est par suite possible de donner immédiatement naissance à une papille. C'est pourquoi le processus de la régénération des membres peut commencer peu d'heures après la mutilation autotomique.

Chez tous les Décapodes macroures et anomoures qui possèdent une ou plusieurs paires de pattes thoraciques capables de se détacher du corps par autotomie proprement dite suivant un sillon de soudure (Homards, Ecrevisses, Néphrops, Pagures, Cénobites, etc.), la régénération commence encore presque immédiatement après la rupture autotomique; mais, malgré la présence d'une membrane hémostatique, il n'y a pas ici formation d'une poche protectrice comme chez les Brachyures. Cela provient de ce que cette membrane hémostatique, très mince, est cependant très peu extensible. Dès la première poussée, incapable de se distendre, elle se rompt et livre passage à la papille qui croît librement.

Chez tous les Crustacés décapodes qui viennent d'être passés en revue, par le fait que la papille correspondant à l'ébauche du futur membre peut se former et croître immédiatement à l'extérieur du moignon sans venir exercer ni compression ni torsion sur les muscles de ce dernier, ces muscles complètement épargnés, n'entrent pas en dégénérescence et se conservent intacts. Malgré tout, leur nutrition

(1) C'est seulement d'une façon incidente que j'ai l'occasion de parler ici du processus de régénération des appendices chez les Arthropodes autres que les insectes Orthoptères. En ce qui concerne les Crustacés, mes observations ont surtout porté sur un petit Crabe terrestre très abondant sur les rivages de l'île de la Réunion: le *Geograpsus Grayi*. Après l'autotomie, la papille qui constitue l'ébauche du futur membre est encore formée par l'hypoderme, qui joue aussi un rôle dans la formation des muscles nouveaux. Il est secondé par un tissu lâche qui paraît être du tissu conjonctif.

Des dissections fines m'ont permis de suivre les grands traits du processus de la régénération chez d'autres Crustacés terrestres très communs à la Réunion (*Cardisoma carnifex*, *Genobita rugosa*, divers Ocypodes) et chez deux espèces d'eau douce (*Palaemon ornatus*, *P. hirtimanus*). Le même procédé a été employé pour deux Aranéides (*Olios leucostus*, *Epeira borbonica*), ce qui m'a permis incidemment de voir que, chez ces deux espèces, les choses se passent comme chez les espèces si bien étudiées par W. WAGNER [87] et E. SCHULTZ [98]. Enfin, chez les Myriapodes, mes recherches morphologiques ont porté sur l'énorme *Scolopendra borbonica*.

(2) C'est tout simplement ainsi que s'explique la formation d'une poche qui logera le membre, sans avoir été créée pour lui dans un but spécial de protection.

est quelque peu ralentie par suite probablement des exigences nutritives de la partie en voie de régénération. Le coxopodite du nouveau membre se trouvera alors un peu plus petit que celui du membre demeuré en place ; mais il ne s'en trouvera que mieux proportionné avec la portion nouvelle du membre de remplacement.

Après des résections expérimentales pratiquées sur les membres des Crustacés en des régions autres que celle où s'opère l'autotomie, les parties en voie de régénération croissent le plus souvent librement après avoir rompu ou effrité sous leur poussée la production cicatricielle formée ordinairement par une couche mince et peu résistante de sang coagulé. Dans ce cas, il n'y a pas dégénérescence complète des muscles, mais simplement refonte de celles des fibres qui ont été endommagées.

Quelquefois, il peut cependant arriver que la production cicatricielle atteigne une très forte épaisseur. Cela se présente surtout après des sections pratiquées dans des articles peu emplis par les muscles ou dans des articles où les muscles subissent un retrait marqué après résection, comme c'est le cas pour le dactylopodite et même pour le propodite des pinces. Il serait certes impossible à l'hypoderme de refouler devant lui une couche cicatricielle aussi épaisse et aussi résistante. Les choses se passent alors comme chez les Insectes, et c'est seulement lors de l'apparition de la couche intermédiaire hyaline que l'hypoderme pourra, après s'être détaché des parois auxquelles il adhérerait, s'évaginer et former la papille. La compression et la torsion exercées par cette papille sur les muscles sectionnés de l'article mutilé amèneront la dégénérescence de ces derniers. En un mot, le processus de régénération sera, dans ce cas, absolument analogue à celui que j'ai décrit chez les Orthoptères pentamères, et la partie en voie de régénération demeurera cachée sous la production cicatricielle jusqu'au moment de la mue qui viendra la libérer.

Les différences exposées ci-dessus, concernant l'époque d'apparition de la papille chez les Insectes et chez les Crustacés expliquent pourquoi, chez les Crustacés, un membre régénéré peut rapidement atteindre les dimensions du membre opposé demeuré en place. Cela est en effet dû à la possibilité de formation immédiate de l'ébauche du membre de remplacement, sans la période d'attente ou de retard qui s'observe régulièrement chez les Insectes.

En ce qui a trait spécialement aux Orthoptères pentamères,

l'explication des différences dans la rapidité avec laquelle les membres régénérés arrivent à leur complet développement ou tout au moins à un stade où ils soient aptes à rendre de réels services à l'insecte, est fournie en partie par l'examen des différences dans le nombre de jours compris entre le moment de l'apparition de la couche hyaline permettant la formation de la papille et le moment de l'exuviation proprement dite. Ce nombre de jours, qui varie assez peu pour les représentants d'une même famille, varie beaucoup d'une famille à l'autre. Chez les Blattides, il est un peu supérieur à celui que l'on observe pour les Mantides, mais bien supérieur à celui que l'on constate chez les Phasmides. Il est certain que, plus élevé sera ce nombre de jours, — qui est le seul qui doive entrer en ligne de compte en ce qui concerne la fixation de l'époque où a commencé le processus de régénération — et plus aussi seront grandes les dimensions du membre de remplacement, lorsqu'il fera son apparition, libéré par la mue.

Mais il est probable qu'il y a aussi une autre cause venant s'ajouter à la précédente et permettant d'expliquer pourquoi les membres de remplacement des Blattides et des Mantides présentent ordinairement lors de la mue qui les met en liberté un état de développement plus avancé que celui où en sont alors arrivés les membres en voie de régénération chez les Phasmides. Il doit y avoir effectivement à prendre en considération ce que l'on pourrait appeler le taux ou le coefficient naturel de croissance propre aux représentants de chacune de ces familles. Toutes proportions gardées en ce qui concerne les dimensions relatives du corps, ce coefficient de croissance paraît, chez les Blattides, un peu plus élevé que chez les Mantides et beaucoup plus élevé que chez les Phasmides ⁽¹⁾.

(1) Les dimensions comparées de la cavité coxale du moignon doivent enfin entrer en ligne de compte dans l'explication des différences de longueur des membres régénérés lorsqu'ils viennent d'être libérés par la mue. Chez les Mantides et surtout chez les Blattides, la cavité coxale est énorme ; elle est de dimensions très réduites chez les Phasmides. Il est certain que plus cette cavité sera grande, plus le jeune membre de remplacement en voie de croissance, pelotonné à son intérieur, aura d'espace pour son développement avant la mue qui le mettra en liberté.

CHAPITRE V.

SUR L'EXISTENCE D'UNE RELATION ENTRE LA FRÉQUENCE
DES MUTILATIONS ET LA PUISSANCE RÉGÉNÉRATRICE.

Dès 1710, l'illustre RÉAUMUR [10] déclarait avoir constaté que les parties le plus souvent mutilées étaient celles qui se régénéraient le plus facilement; mais c'est seulement en 1868 que le biologiste italien LESSONA [168] formulait avec plus de précision sa loi sur l'augmentation de la puissance régénératrice en raison de la fréquence avec laquelle elle s'exerce.

Cette loi fut reprise et complétée par DARWIN et par WEISMANN. Pour ces auteurs, la régénération est une propriété générale des organismes qui a été conservée par la sélection dans les seules régions où elle était utile et où elle avait assez fréquemment l'occasion de se manifester pour rendre de réels services à l'espèce. En résumé, elle reposerait donc sur l'adaptation.

Au cours des nombreuses expériences que j'ai entreprises sur la régénération chez divers Arthropodes, j'ai été à même de constater toute une série de confirmations de la loi de LESSONA.

Les faits observés vont être exposés dans les pages qui suivent.

I. — *PREUVES EXPÉRIMENTALES DE LA LOI DE LESSONA.*

A) Orthoptères pentamères. — En ce qui a trait à ces insectes, il y a lieu de considérer séparément les membres antérieurs (ou pattes ravisseuses) des Mantides, adaptés à une fonction spéciale.

Il ne saurait être question de régénération chez ces membres (exception faite de la région tarsienne), parce que toute section pratiquée sur eux entraîne la mort, soit rapidement et par hémorragie, soit au bout d'un temps plus ou moins long, par le fait que l'Orthoptère n'étant plus à même de capturer des insectes, succombe faute de nourriture.

Le tarse de ces mêmes pattes se régénère. Il est exposé à différentes sortes de mutilations, à la mutilation exuviale surtout.

Après avoir considéré à part les pattes ravisseuses des Mantides, il est possible de procéder à un examen d'ensemble pour tous les autres membres des Orthoptères pentamères, et c'est ce qui va être fait ici.

On constate d'abord que la faculté régénératrice n'existe pas dans la région située au-dessus du sillon fémoro-trochantérien et comprenant la hanche ou coxa et le trochanter. Les sections pratiquées dans cette région, quand elles n'entraînent pas la mort, sont simplement suivies de cicatrisation.

Cette partie des membres est à l'abri des mutilations. Dans deux ou trois cas seulement, j'ai vu les violents efforts nécessités par le travail de la mue amener des déchirures dans la membrane articulaire qui unit le trochanter à la hanche, ou dans celle qui relie la hanche au thorax. La mort par hémorragie a été la conséquence de ces blessures.

La région qui vient ensuite est celle qui correspond précisément à la ligne de suture fémoro-trochantérienne, suivant laquelle se fait la rupture autotomique. C'est celle où les mutilations sont le plus fréquentes (autotomie évasive, autotomie exuviale), et c'est précisément en cette région que la faculté régénératrice atteignant son maximum, donne les résultats les plus rapides et les plus parfaits.

En ce qui concerne la partie du membre située au-dessous du sillon de rupture, on constate que la faculté régénératrice occupe une zone moins étendue chez les Phasmides que chez les Mantides ou les Blattides. Chez les premiers, cette faculté se manifeste seulement dans la région qui comprend la moitié inférieure du tibia et les trois premiers articles du tarse, tandis que, chez les autres Orthoptères pentamères, elle se montre sur une région plus étendue, composée, chez les Mantides, de la moitié inférieure du fémur, du tibia et des trois premiers articles du tarse, et, chez les Blattides, de la moitié inférieure du fémur et du tibia.

Il importe de voir si ces délimitations sont explicables par la loi de LESSONA.

Chez les représentants des trois familles, le fémur et le tibia sont, dans certaines circonstances, le siège de mutilations spéciales.

Lorsqu'une larve, en s'arc-boutant sur ses membres, fait de violents efforts soit pour se dégager de sa vieille enveloppe cuticulaire lors de la mue, soit pour se débarrasser des Fourmis qui l'attaquent, il peut arriver qu'un ou plusieurs membres soient brisés net au

moment où ils sont exagérément amenés en extension forcée tout en demeurant appliqués sur une surface résistante. La rupture ne s'opère pas toujours suivant le sillon fémoro-trochantérien ; dans certains cas, elle se produit dans le fémur et plus fréquemment dans le tibia.

J'ai constaté ces faits presque exclusivement sur de très jeunes larves, avant la troisième mue. A ce moment, les téguments sont encore peu épais et permettent des incurvations légères, des flexions sur des articles qui devraient normalement conserver une entière rigidité lors de la position en tension forcée du membre.

Chez les Phasmides, le maximum d'incurvation est atteint tantôt vers la moitié ou le tiers inférieur du fémur, tantôt vers la moitié ou le tiers inférieur du tibia ; de sorte que la rupture, quand elle aura lieu, s'opérera dans l'une ou l'autre de ces deux régions. Chez les Mantides et chez les Blattides, la flexion porte principalement soit sur la moitié inférieure du fémur, soit vers la moitié inférieure du tibia ; mais ce dernier se rompt fréquemment au-dessus ou au-dessous de la région indiquée.

Ces différences entre les situations respectives des points de rupture relèvent évidemment de la mécanique (longueurs relatives des articles du membre et différences dans la forme générale de ce dernier, position des points d'appui, etc.).

Les chances de rupture aux points indiqués paraissent encore être augmentées par le fait suivant : chez les Phasmides surtout, ce n'est guère qu'après la deuxième ou même la troisième mue que le dispositif grâce auquel l'autotomie est assurée semble donner ses meilleurs résultats (1).

Chez les Mantides et chez les Blattides, la localisation de la faculté régénératrice, en ce qui a trait au fémur et au tibia, peut donc entièrement être expliquée par la loi de LESSONA. Chez les Phasmides, on croirait, au premier abord, que la loi, vérifiée en ce qui concerne le tibia, est en défaut en ce qui touche au fémur. Puisque des mutilations se produisent dans la moitié inférieure de ce dernier article, pourquoi la faculté régénératrice ne s'y montre-t-elle pas ?

(1) Chez toutes les larves d'Orthoptères pentamères, ces ruptures du membre à travers le fémur ou le tibia se produisent quelquefois immédiatement après la mue, quand les téguments sont encore très mous, ce qui semble défavorable au bon fonctionnement du dispositif autotomique lors de l'attaque par un ennemi.

La réponse à cette question s'impose d'elle-même : après section pratiquée dans le fémur d'une larve de Phasme, ce qui restait de cet article se sépare par autotomie, soit sur-le-champ, soit au bout d'un temps plus ou moins long. Au plus tard ce moignon se détachera lors de la mue la plus proche et sera rejeté avec la vieille enveloppe cuticulaire. Dans les cas excessivement rares où le moignon est demeuré en place (cela se produisit 4 fois sur 1.250 expériences environ), on pouvait donc s'attendre à priori à l'absence de la faculté régénératrice. C'est, en effet, ce qui a eu lieu. Tout s'est borné à une simple cicatrisation ou à la production d'une petite papille informe de $2\frac{m}{m}$ environ de longueur.

La faculté régénératrice ne peut se maintenir qu'en des régions fréquemment mutilées, mais non complètement séparées du corps après chaque mutilation. Elle finira par disparaître de toute partie qui ne sera maintenue en place qu'exceptionnellement.

Contrairement à ce qui se passe chez les Phasmides, on constate que, chez les Mantites et les Blattides, ce qui reste du fémur après résection pratiquée dans la région moyenne de cet article, demeure souvent en place d'une façon définitive, ce qui est certainement dû à ce que, chez ces Orthoptères, l'autotomie se produit moins facilement que chez les Phasmides. Par le fait que ce qui reste de la partie mutilée assez fréquemment demeure en place, il n'y a pas lieu de s'étonner qu'il y ait ensuite régénération.

Le moment est venu d'examiner si la loi de LESSONA est vérifiée en ce qui concerne la région tarsienne.

Chez les représentants des trois familles d'Orthoptères pentamères, cette partie est fréquemment mutilée au moment des mues. Quelquefois, elle est entièrement arrachée ; dans d'autres cas, il demeure en place un rudiment composé d'un, de deux, ou de trois articles. De toute façon, les mutilations exuviales du tarse enlèvent toujours au moins les deux derniers articles tout entiers. Cela suffit pour expliquer, du moins chez les Mantides et chez les Phasmides, la présence de la faculté régénératrice dans les trois premiers articles tarsiens (ainsi que dans la partie terminale du tibia qui est fréquemment arrachée en même temps).

Les mutilations produites par les ennemis naturels (petits Sauriens et petits Batraciens) sont identiques à celles qui viennent d'être indiquées et ont, par suite, un résultat analogue.

Chez les Phasmides, il est une cause spéciale de mutilation qui a

certainement dû jouer un rôle dans la localisation de la faculté régénératrice.

Les larves de ces Orthoptères éprouvent souvent des difficultés pour sortir de la coque de l'œuf. A ce moment, il peut arriver que le tarse d'un membre demeure pris dans cette coque, dure et ronde, qui est alors traînée comme un boulet par l'insecte. Il en résulte, à chaque instant, de fortes tractions, lorsque la coque s'engage dans quelque obstacle. Ces tractions, si elles ne sont pas toujours suffisantes pour déterminer l'autotomie, amènent cependant assez souvent la mutilation du tarse qui, après arrachement, est abandonné tout entier ou en partie seulement (jamais moins de deux articles, les deux derniers) avec la coque de l'œuf.

Une question se pose maintenant : Puisque le tarse des Blattides est exposé à être mutilé aussi fréquemment que celui des Mantides ou des Phasmides, pourquoi ne se régénère-t-il pas à la suite de sections pratiquées dans la région formée par ses trois premiers articles ? La réponse s'offre d'elle-même : Après ces sections, ce qui reste du tarse se détache du tibia. C'est de l'extrémité de ce dernier que commencera la régénération d'un tarse tétramère et non de l'extrémité primitivement sectionnée.

En résumé, la loi de LESSONA me semble entièrement vérifiée en ce qui concerne les Orthoptères pentamères.

B) Orthoptères sauteurs. — En ce qui concerne ces insectes, il est nécessaire de séparer ce qui a trait aux membres des deux paires antérieures de ce qui touche aux membres de la 3^e paire.

A) MEMBRES DES DEUX PAIRES ANTÉRIEURES. — Les régions de ces membres où la faculté régénératrice atteint son maximum correspondent à l'articulation du fémur avec le trochanter et surtout à la région tarsienne.

C'est dans cette dernière région que les mutilations se produisent le plus souvent au moment des mues surtout. En second lieu seulement, elles ont pour siège l'articulation fémoro-trochantérienne. Celle-ci ne présente aucune soudure ; de sorte qu'il n'y a pas à proprement parler autotomie exuviale mais seulement mutilation exuviale.

La faculté régénératrice est très peu marquée dans les autres régions des membres antérieurs, où les mutilations sont fort rares.

B) MEMBRES POSTÉRIEURS. — Les tarses seuls de ces membres sont susceptibles de régénération. Ils sont plus développés que ceux des autres appendices locomoteurs, et par ce fait plus exposés à être mutilés. On constate aussi qu'ils repoussent plus facilement. La portion tout à fait terminale du tibia, quelquefois mutilée en même temps qu'eux, est souvent le siège de phénomènes de régénération. Après résection de cette région terminale à deux ou trois millimètres de l'articulation tibio-tarsienne, j'ai quelquefois obtenu la régénération de toute la partie manquante du membre.

Il est un fait qui, tout d'abord, semble aller à l'encontre de la loi de LESSONA : l'absence de régénération de ces puissants membres postérieurs après autotomie. Ce sont cependant ces pattes, adaptées au saut, qui subissent les mutilations les plus fréquentes (autotomie évasive, autotomie exuviale).

A mon avis, ce cas ne constitue nullement une exception à la loi du célèbre biologiste italien.

J'ai pu constater, en effet, sur les larves gardées en captivité, combien les mues étaient difficiles après la perte des pattes sauteuses. Les difficultés se présentent surtout pour la dernière mue, lorsque l'Orthoptère doit dégager ses ailes de leur fourreau. Ses grandes pattes postérieures lui auraient permis de s'accrocher plus solidement à quelque objet lui donnant un précieux point d'appui au moment où il doit faire de pénibles efforts pour se débarrasser de son enveloppe cuticulaire.

Presque tous les individus mutilés périssent avant d'avoir pu se défaire de cette enveloppe. Parmi les rares survivants, à une ou deux exceptions près, je n'ai vu que des insectes complètement estropiés, aux ailes toutes chiffonnées et quelquefois même atrophiées, se traînant avec peine. Ces détails étaient surtout frappants chez *Phylloptera laurifolia*.

Supposons maintenant qu'au lieu d'être en sécurité contre leurs nombreux ennemis, comme ils l'étaient dans les cages où je les élevais, ces Orthoptères mutilés aient été abandonnés à eux-mêmes. Il est alors évident que les rares spécimens qui auraient pu surmonter les dangers présentés par le phénomène de la mue auraient eu, malgré cela, peu de chances d'arriver à leur état parfait. Admettons même que quelques-uns d'entre eux, ayant échappé à tous leurs ennemis, soient parvenus à leur complet développement, après avoir subi la dernière mue, la plus redoutable. Il me semble alors impos-

sible que ces insectes puissent s'accoupler ⁽¹⁾. Tout d'abord, quel que soit leur sexe, l'absence de leurs grandes pattes doit les en empêcher complètement. En second lieu, en supposant encore qu'il n'y eût pas là un cas d'impossibilité insurmontable, on est en droit d'admettre que ces insectes mutilés seront laissés de côté, en vertu de la sélection sexuelle qui semble avoir été nettement constatée chez les Orthoptères sauteurs ⁽²⁾. Enfin, chez certains de ces insectes à instincts belliqueux, tels que les Grillons, qui se disputeraient non seulement les femelles, mais se livreraient quelquefois des combats mortels pour la possession du trou qui leur sert de demeure, l'absence des pattes postérieures constituerait encore une bien grande infériorité.

Il y a donc tout lieu d'admettre que ces différentes causes empêchent les Orthoptères sauteurs mutilés de concourir à la reproduction de l'espèce. Ce serait évidemment ce qui expliquerait l'absence de la faculté régénératrice.

La loi de LESSONA me paraît donc entièrement vérifiée en ce qui concerne tous les Orthoptères que j'ai étudiés. Les observations de GODELMANN sur *Bacillus Rossii* et celles de BRINDLEY sur les Blattides confirment les miennes.

(1) C'est également l'avis de J.-H. FABRE. L'éminent entomologiste de Sérignan, à qui j'avais demandé des renseignements sur ce sujet, m'a répondu, le 18 juin 1902 : « Il est pour moi hors de doute que les longues et puissantes pattes jouent un rôle pendant l'accouplement et la ponte ; mais mon attention ne s'est pas portée de façon spéciale sur ce rôle. Si la collection des « Souvenirs entomologiques » est entre vos mains, vous y verrez que les pattes sauteuses sont d'une grande utilité pour le Grillon, le Dectique à front blanc, etc., pendant la ponte et pendant la parade..... En somme, ma conviction est que, privés de leurs pattes sauteuses, Criquets et Sauterelles s'acquittent mal de leurs fonctions génésiques. Je pense même qu'ils seraient dans l'impossibilité de remplir ces fonctions ».

De mon côté, je n'ai jamais observé d'accouplements entre les Orthoptères sauteurs mutilés que j'élevais.

(2) CH. DARWIN. *La Descendance de l'Homme et la sélection sexuelle*, édit. française, 1891, pp. 311-18. Parmi les exemples les plus intéressants qui sont cités dans cet ouvrage figure le cas du *Pachytillus migratorius*. KÖRTE a constaté le choix exercé par la femelle au profit d'un mâle. Le mâle de cette espèce, accouplé avec une femelle, témoigne de sa colère par des stridulations, lorsqu'un autre mâle s'approche. Si l'appareil musical joue un rôle dans la sélection sexuelle, les Orthoptères sauteurs privés de leurs grandes pattes postérieures, et qui sont malgré cela parvenus à l'état parfait, doivent être dans de bien grandes conditions d'infériorité par rapport à leurs rivaux ; car j'ai remarqué que, leurs ailes étant toutes froissées et quelquefois même atrophiées, leur appareil musical est incapable de fonctionner. Chez les Acridides surtout, l'émission de sons musicaux est rendue tout à fait impossible, puisque les fémurs des pattes sauteuses contribuent à la production de ces sons.

Cette loi a cependant ses détracteurs ⁽¹⁾ ; l'un des plus éminents est T.-H. MORGAN [98, :00, :02] qui, après une série d'expériences sur un Bernard l'Ermitte (*Eupagurus longicarpus*), déclare qu'il n'existe aucune relation entre la fréquence des mutilations et la puissance régénératrice.

Voici les arguments sur lesquels MORGAN se base pour formuler ses conclusions :

1^o Les membres des trois paires thoraciques antérieures présentent des phénomènes d'autotomie. Normalement, après des sections pratiquées en une région quelconque de ces appendices, ces derniers se détachent suivant le sillon de soudure qui existe entre le deuxième et le troisième article, excepté cependant quand les sections sont opérées à travers le dernier ou l'avant-dernier article.

Or, MORGAN a trouvé un procédé opératoire qui permet quelquefois d'éviter la séparation autotomique après section dans un article quelconque. Il a constaté alors que la régénération avait lieu dans des régions qui, normalement, n'étaient pas maintenues en place après mutilation.

Pour ces mêmes membres, la régénération peut aussi se produire après sections au-dessus du sillon.

(1) Ceux-ci demandaient aux partisans de la théorie de LESSONA, à WEISMANN surtout, d'expliquer pourquoi le bec de la Cigogne pouvait se régénérer. Ce fait, observé par VON KENNEL, était certes embarrassant. Mais, à la suite d'observations qu'il m'a été donné de faire à la Réunion, il est devenu possible de considérer les cas de régénération du bec des Oiseaux comme pouvant être expliqués par la loi de LESSONA. Ayant constaté que le bec des Coqs malais, qui se répare si facilement, s'était souvent endommagé au cours des combats, j'en ai conclu qu'il était alors compréhensible qu'il se régénérât. Or, d'après BREHM (*Les Oiseaux*, trad. fr., t. II, p. 635), « lorsque la jalousie entre en jeu, les Cigognes se livrent des combats souvent mortels ». Il y aurait donc fréquence de mutilation et la régénération en serait la conséquence.

Récemment deux auteurs anglais, CHILD et YOUNG [:03] après des recherches faites sur des larves d'Agrionides, ont déclaré qu'il n'existait aucune relation entre la fréquence des mutilations et la puissance régénératrice. Je considère cette conclusion comme injustifiée. Des observations entreprises à la Réunion sur les larves et les nymphes aquatiques de divers Névroptères, m'ont prouvé que des ennemis de petite taille (jeunes Batraciens, Poissons récemment éclos), arrivaient fréquemment à mutiler les membres en des points quelconques, sans qu'il y ait une région particulièrement plus exposée que les autres. Il n'est donc pas étonnant que la faculté régénératrice se manifeste sur toute la longueur des appendices. L'autotomie est peu marquée : rien d'étonnant alors à ce que la régénération soit à peine un peu plus prononcée après amputation spontanée qu'après résection expérimentale. A mon avis, les recherches des deux auteurs anglais précités n'infirmant nullement la loi de LESSONA.

2° Les membres des deux dernières paires thoraciques (4^e et 5^e) ne présentent pas le dispositif qui assure l'autotomie; ils sont en partie logés dans la coquille qui sert de demeure au Crustacé, et par suite grandement protégés contre les mutilations.

MORGAN déclare cependant que, chez ces membres, la faculté régénératrice est sensiblement aussi développée que chez les membres des trois paires antérieures. Les parties mutilées se réparent toutefois d'une façon un peu moins constante et un peu plus lente.

3° Les membres abdominaux, de petites dimensions et entièrement logés dans la coquille, bien qu'ils soient tout à fait protégés contre les mutilations, sont cependant susceptibles de régénération. Chez eux, cette faculté paraît, il est vrai, un peu moins développée que chez les membres thoraciques.

Désirant savoir quelles étaient les principales causes de mutilation chez les Paguriens, et ne possédant pas à la Réunion d'installation suffisante pour élever des espèces marines, j'ai songé à porter mes observations sur un Pagurien terrestre fort abondant sur les rivages de l'île, le Cénobite rugueux (*Coenobita rugosa* MILNE-EDW.). Cette espèce, très résistante, s'élève facilement en captivité.

J'ai remarqué que, chez les Cénobites de très petites dimensions, considérés depuis le moment où ils commencent à élire domicile dans une coquille jusqu'aux environs de la quatrième mue, les cas de mutilation en des points situés au-dessous et même au-dessus du sillon de soudure sont loin d'être rares. Les téguments sont encore peu épais; de sorte que, lorsque le petit Crustacé cherchant à se débarrasser de sa vieille enveloppe, au cours de la mue, s'arc-boute sur ses membres amenés violemment en position d'extension forcée, des ruptures peuvent en résulter en des régions autres que celle où se produit l'autotomie. L'explication de ce fait est, à mon avis, absolument identique à celle qui a été donnée un peu plus haut à propos des Orthoptères pentamères. En outre, Mc Cook [783] a observé de semblables mutilations chez les Araignées (*Tarantula*). Les efforts faits pendant le travail d'exuviation amenaient assez fréquemment la rupture d'un ou de plusieurs membres en des régions quelconques, plus ou moins

éloignées du point où s'effectue normalement l'autotomie (1).

De telles mutilations se produisent encore comme conséquence des efforts que fait le Cénobite rugueux pour se débarrasser des ennemis qui l'ont assailli, des Fourmis, par exemple. A la Réunion, il est fréquemment attaqué par ces insectes, notamment par *Plagiolepis longipes* et *Pheidole megacephala*. Sous leurs premières morsures, il s'enfonce complètement à l'intérieur de sa coquille, dont il ferme l'ouverture au moyen des deux grosses pinces qui terminent ses membres antérieurs. Mais il arrive souvent qu'une ou plusieurs Fourmis, étant demeurées attachées à ses membres, se trouvent alors enfermées. Toujours harcelé par elles, le Cénobite est obligé d'abandonner sa coquille. Il fait ensuite, en se débattant et en s'arc-boutant sur ses appendices locomoteurs, les efforts les plus violents pour se débarrasser de ses ennemis. Il en résulte souvent la rupture d'un ou de plusieurs membres, soit suivant le sillon de soudure, soit en une région quelconque au-dessous ou au-dessus de ce dernier. Après cela, le Crustacé parvient dans nombre de cas à se soustraire à ses agresseurs.

Les mutilations produites en des régions quelconques des membres, soit au cours des mues, soit comme conséquence indirecte de l'action des Fourmis, étaient quelquefois suivies de mort. Dans d'autres circonstances, le Cénobite survivait à ses plaies. Assez souvent, ce qui restait du membre mutilé demeurait définitivement en place (2) et le travail de la régénération s'opérait.

En ce qui concerne les membres des deux dernières paires thoraciques, les choses se passent encore de même, à cette différence près que, par suite de l'absence de soudure entre le basipodite et l'ischio-podite, l'autotomie proprement dite n'existe pas. Grâce à cela des

(1) Si E. SCHULTZ [1902] avait connu ce travail de Mc COOK, il n'aurait pas écrit la phrase suivante : « J'ai réussi, dans mes expériences sur la régénération des pattes d'Araignées, à démontrer qu'il y a aussi régénération, lorsqu'on coupe le membre au milieu du tibia ou du tarse, entre deux articulations, c'est-à-dire en des points qui, bien certainement, n'avaient pas été prédestinés par la sélection naturelle pour la formation de nouvelles extrémités ; car, avant mes expériences, jamais une Araignée n'avait perdu sa patte entre deux articulations ».

A maintes reprises, au cours de ce travail, j'ai insisté sur l'importance des mutilations exuviales. Il est nécessaire que les biologistes en tiennent compte.

(2) Lorsque la rupture du membre se fait au-dessus du sillon de soudure, c'est quelquefois suivant une cassure plus ou moins en biseau ; mais, le plus souvent, il y a déchirure complète à travers la membrane articulaire qui unit le coxopodite au basipodite. Une fois sur deux en moyenne, le jeune Crustacé survit à la blessure.

mutilations se produisent très fréquemment en des régions plus ou moins éloignées de l'articulation qui réunit les deux articles ci-dessus nommés, et ce qui reste du membre demeure toujours en place.

Chez les Cénobites plus âgés, ayant subi la quatrième mue, ces mutilations en des régions quelconques deviennent ensuite beaucoup plus rares pour les membres thoraciques à quelque paire qu'ils appartiennent. Cela semble provenir de ce que les téguments sont devenus plus résistants en s'imprégnant davantage de substance calcaire. Le dispositif qui assure l'autotomie pour les membres des trois paires antérieures semble aussi fonctionner avec plus de régularité qu'auparavant.

J'ai enfin constaté que les petits appendices abdominaux du Cénobite rugueux étaient quelquefois l'objet de mutilations exuviales.

Il peut sembler inexplicable que des mutilations exuviales puissent être constatées sur des membres dont la sortie de la vieille enveloppe tégumentaire paraît à priori ne devoir souffrir aucune difficulté, ces membres étant de dimensions restreintes. Je ferai alors remarquer que, chez les Arthropodes, il n'est pas d'appendices (pattes, antennes, palpes, cerques avec lobes terminaux de l'abdomen, etc.) tant modestes soient leurs dimensions, pour lesquels il ne puisse se présenter, à l'époque de la mue, des adhérences accidentelles de la nouvelle enveloppe chitineuse avec celle appelée à se séparer du corps. L'Arthropode qui ne peut surmonter cette difficulté est infailliblement condamné à périr, à moins que les efforts accomplis dans un but de délivrance n'amènent précisément la rupture des appendices demeurés adhérents à leur fourreau de vieille chitine, et à condition encore que cette rupture ait lieu en un point situé en deçà de la région demeurée adhérente, c'est-à-dire entre cette région et le point d'attache du membre sur le thorax. C'est ce qui explique pourquoi, chez les Arthropodes à mues, il ne doit probablement pas exister un seul appendice sur lequel on ne puisse constater des mutilations exuviales, en même temps que la faculté régénératrice, quand l'ablation partielle ou totale de cet appendice n'entraîne pas fatalement la mort.

Il est d'ailleurs à noter que les Paguriens ne restent pas constamment dans la coquille qui leur sert de demeure ; ils sont obligés d'en sortir quand elle est devenue trop étroite, soit encore au moment de la mue, de l'accouplement, de la ponte ou de la défécation, soit enfin quand ils sont harcelés par des ennemis de petite taille qui

peuvent se trouver enfermés avec eux. Dans ces diverses circonstances, notamment à l'époque de la mue, quand les téguments sont mous, les membres, — ceux qui appartiennent au thorax surtout, — se trouvent exposés à être mutilés en des régions quelconques par de nombreux ennemis.

Ces derniers diffèrent évidemment. Ce ne sont pas les mêmes qui attaquent les Cénobites, espèces terrestres, et les Pagures, espèces marines. Les Fourmis, par exemple, ne sauraient être mises au rang des ennemis des Paguriens marins, mais ceux-ci sont fréquemment attaqués, au moment des mues surtout, par d'innombrables hôtes de la mer : autres Crustacés, Poissons, etc. Il serait nécessaire de faire des recherches à ce sujet et de voir quelles sortes de mutilations sont produites.

Pour WEISMANN [99], si la faculté régénératrice se constate encore chez certains membres, — aujourd'hui protégés, — de Paguriens vivant dans des coquilles, cela serait, en quelque sorte, un héritage légué à ces Crustacés par des formes ancestrales non munies de coquille, et dont tous les membres auraient par suite été exposés à des mutilations. A la longue, cet héritage, qui tend déjà à s'atténuer, finira probablement par disparaître entièrement. Cela revient à dire que, d'après Weismann, la faculté régénératrice ne disparaîtrait pas brusquement d'une région qui, pour des causes quelconques, va se trouver protégée contre les mutilations auxquelles elle était exposée autrefois, mais qu'au contraire, elle pourrait persister pendant d'immenses périodes de temps. T.-H. MORGAN [: 02] a vivement combattu cette hypothèse.

En résumé, la loi de LESSONA me paraît reposer sur des faits positifs, et il serait bien difficile de ne voir là que de simples coïncidences. Cette opinion est tout à fait inadmissible en ce qui concerne surtout les Orthoptères.

II. — SUR LE MODE PROBABLE DE FORMATION DE LA SOUDURE FÉMORO-TROCHANTÉRIENNE

Dans l'exposé de mes recherches sur la vérification expérimentale de la loi de LESSONA, chez les Phasmides principalement, on a pu voir combien est grande l'importance de la soudure qui existe entre le fémur et le trochanter avec sillon constituant un *locus minoris*

resistentiae précieux pour assurer l'autotomie, laquelle sera ensuite suivie des régénérations les plus parfaites.

Loin de voir dans l'autotomie un perfectionnement relativement récent, je serais au contraire disposé à admettre que certains groupes d'Insectes des temps primaires bénéficiaient déjà des avantages de cette fonction protectrice. Si, en effet, on examine attentivement quelques-uns des dessins donnés par CH. BRONGNIART dans son beau travail sur les Insectes primaires (*Recherches pour servir à l'histoire des Insectes fossiles des temps primaires*, 1893), et notamment les figures de la planche XLIX et la figure 1 de la planche XXXVII, on remarque, dans les membres, une disposition de la hanche, du trochanter et du fémur rappelant beaucoup celle que j'ai indiquée chez les Phasmides (1).

Je désirerais indiquer ici quelles sont, à mon avis, les causes qui ont dû amener, chez divers Insectes et chez divers Crustacés, la soudure entre deux articles consécutifs de certains membres; les deux articles en question étant toujours le 2^e et le 3^e (trochanter et fémur chez les Insectes, basipodite et ischiopodite chez les Crustacés).

Dès 1898, j'ai déjà insisté [1908] sur le rôle principal joué apparemment dans la formation de cette soudure par les modifications qui ont dû se produire à différentes reprises dans la façon dont s'opérait la marche. Ces modifications, — amenées elles-mêmes par des variations dans la forme et les dimensions relatives des diverses parties du corps pendant le développement phylogénétique à travers les âges, — obligeaient les membres à s'infléchir, à se replier davantage ou à s'étendre pendant la locomotion, selon les circonstances. Elles ont amené des déplacements du centre de gravité et ont fait varier la position des points d'appui plus ou moins éloignés du corps. En un mot, il y aurait eu des « changements d'attitude », afin d'assurer le mieux possible la stabilité du corps. D'où une source de tractions et de tensions ayant probablement joué le principal rôle dans la formation de la soudure qui nous intéresse. On aurait ainsi

(1) Cette soudure du 2^e et du 3^e article doit aussi exister chez les Crustacés Décapodes depuis d'immenses périodes de temps. Dans les collections paléontologiques du Muséum de Paris, elle apparaît très nette sur des spécimens d'un Crabe de l'Eocène (*Harpactocareinus punctulatus*). Chez ce Décapode, la structure des membres est absolument identique à ce que l'on trouve chez les espèces actuelles. Il ne m'a pas été donné d'examiner des spécimens fossiles bien conservés de Crustacés Décapodes provenant de terrains plus anciens que l'Eocène.

l'exemple d'un caractère acquis par l'exercice, par l'excitation fonctionnelle, et transmis ensuite par hérédité. Cela serait conforme à la règle de *fixation des attitudes* formulée par EDMOND PERRIER ⁽¹⁾.

Dans certains cas, la modification morphologique étudiée peut provenir d'un changement fonctionnel du membre (membre locomoteur transformé en membre ravisser, par exemple). Mais, ici encore, on peut attribuer à l'excitation fonctionnelle la formation de la soudure. J. DEMOOR [97] a longuement insisté sur ce point, en ce qui concerne, chez le Homard, les énormes pattes antérieures portant les pinces, et HERRICK [95] a pu suivre cette modification chez une espèce américaine (*Homarus americanus*).

A sa naissance, la larve du Homard américain mesure environ $8^m/m$. Les membres thoraciques antérieurs jouent alors, comme les autres membres, le rôle d'organes de natation. Ils possèdent latéralement un exopodite bien développé, comparable à un véritable aviron. Le basipodite et l'ischiopodite ne présentent alors aucune trace de soudure. Ils sont réunis par une membrane articulaire et se meuvent librement l'un sur l'autre. Il en est ainsi jusqu'à la quatrième mue.

Après celle-ci le jeune crustacé atteint environ $15^m/m$. L'exopodite a subi une régression et n'est plus représenté que par un simple rudiment. Les membres ne sont plus exclusivement employés à la natation, ils commencent à servir à la marche; la paire antérieure va jouer son rôle de préhension. C'est alors qu'on constate la disparition graduelle de l'articulation et la soudure du basipodite et de l'ischiopodite qui deviennent immobiles l'un sur l'autre. La pince terminale qui, jusqu'ici, était de dimensions assez modestes, devient rapidement énorme par rapport au reste du membre.

HERRICK a remarqué, en outre, que l'autotomie n'était possible qu'après la quatrième mue, et que son processus se perfectionnait au fur et à mesure que la soudure du basipodite devenait de plus en plus intime.

(1) « Lorsqu'un animal est conduit, pour assurer le bon fonctionnement de ses organes, à prendre habituellement une attitude déterminée, cette attitude est susceptible de se fixer et de se transmettre héréditairement ». (C. R. Acad. Sc., 23 mai 1898). Les changements d'attitude peuvent aussi se produire sans qu'il y ait eu passage d'un genre de vie à un autre. Ils peuvent être provoqués par des circonstances analogues à celles que je viens d'exposer.

Ces observations sont évidemment du plus haut intérêt, puisqu'elles montrent nettement l'action de l'excitation fonctionnelle sur la structure d'un membre : à une modification de la fonction correspond une modification de l'organe.

A mon avis, il est enfin une troisième cause capable de jouer un grand rôle dans l'apparition et surtout dans le perfectionnement de la disposition spéciale examinée ici. Je veux parler de l'action importante exercée durant le travail de la mue.

En suivant attentivement ce phénomène, j'ai remarqué combien étaient violents les efforts que devaient accomplir les *Phasmides* pour se dégager de leur vieille enveloppe cuticulaire. Ces lourds *Orthoptères*, gênés par leurs longues pattes, n'y parviennent pas toujours, ce qui, alors, cause évidemment leur mort. D'autres fois, ils sont obligés de faire le sacrifice d'un ou de plusieurs membres ; ces derniers, se détachant le plus souvent suivant le sillon fémoro-trochantérien, demeurent engagés dans l'ancienne enveloppe avec laquelle ils sont rejetés.

J'ai pu remarquer que, sur 100 spécimens de *Raphiderus scabrosus* gardés en captivité et protégés contre tout ennemi, 9 avaient péri pour n'avoir pu se dégager de leur vieille enveloppe, et que 22 avaient survécu après avoir fait le sacrifice d'un ou de plusieurs membres (les 69 autres accomplirent leurs mues sans mutilations). On voit donc que 31 pour 100 des *Phasmes* périrent ou furent mutilés par les mues. Je suis persuadé que ce chiffre doit quelquefois être dépassé. On peut juger alors de ce qu'il devait être lorsque le dispositif qui assure l'autotomie n'existait pas chez les formes ancestrales ou n'avait pas encore acquis la perfection qu'il présente actuellement.

Les efforts que doit faire l'insecte pour se dégager peuvent, dans certains cas, durer une journée entière et se répètent ordinairement à six reprises ⁽¹⁾ pendant son existence. Les violentes tractions qui en résultent portent surtout dans la région du trochanter et de l'extrémité supérieure du fémur. Je suis porté à croire qu'il faut voir dans cette action mécanique une des causes principales de for-

(1) Chez *R. scabrosus* et chez *M. inunctans*, le nombre maximum des mues est six. Dans ma Communication à la Société de Biologie (*Sur le mode probable de formation de la soudure fémoro-trochantérienne*, 30 juillet, 1898) il s'est glissé une erreur typographique. On a imprimé « le nombre des mues est au moins égal à 8 », au lieu de « le nombre des mues est au moins égal à 6 ».

mation ou tout au moins de perfectionnement de la soudure fémoro-trochantérienne.

Les tractions violentes auxquelles sont soumis les membres à l'époque des mues, ont dû avoir une influence d'autant plus marquée et d'autant plus efficace qu'à ce moment les téguments sont dans des conditions toutes particulières permettant, après l'apparition de la zone intermédiaire hyaline, la formation dans la couche molle et profonde, d'ornements en relief (épines, tubercules, poils, etc.), qui apparaissent après chaque mue, lorsque l'Arthropode s'est dépouillé de sa vieille enveloppe, c'est-à-dire des couches cuticulaires les plus externes sous lesquelles ces ornements en voie de formation étaient jusque-là demeurés cachés. A ce moment aussi doivent pouvoir se produire des modifications dans les articulations.

Au nombre des Arthropodes présentant avec une netteté parfaite la soudure du deuxième article avec le troisième figurent tous ceux dont l'accroissement se fait au moyen de mues pendant lesquelles ces animaux ont souvent beaucoup de peine à dégager leurs membres de la vieille enveloppe cuticulaire, parce que ces membres sont très longs, ou bien parce qu'ils sont terminés par d'énormes pinces (Homards, Crabes), ou enfin parce qu'ils sont munis de larges ornements foliacés (Phyllies). Ces particularités sont la source de difficultés souvent très grandes au moment où l'arthropode doit dégager ses appendices de leur ancienne enveloppe. Les portions élargies et dilatées des membres doivent passer par des régions dont le diamètre est de beaucoup inférieur au leur. Il en résulte de puissants efforts pendant lesquels la région fémoro-trochantérienne est soumise aux tractions les plus violentes. Ces dernières n'ont pu que contribuer à la formation de la soudure (1).

D'après WEISMANN [99], en admettant même que des modifications puissent être apportées dans les articulations par l'excitation fonctionnelle, il n'y aurait pas transmission de ces modifications acquises au plasma germinatif. Pour cet auteur, l'adaptation aurait précédé la

(1) L'hypothèse que j'émetts ici est celle qu'adoptent un grand nombre d'auteurs pour expliquer comment, chez les Vertébrés, des articulations peuvent s'ankyloser à la suite de tensions et de tractions intenses et répétées. Dans les articulations des membres des Arthropodes, la membrane articulaire est assimilée à un ligament par H. MILNE-EDWARDS. Dans les cas d'ankylose chez les Vertébrés, les ligaments des articulations sont les parties qui s'ossifient. A ce sujet, voir surtout l'intéressant travail de G. TÖRNIER : *Das Entstehen der Gelenkformen* (Archiv f. Entwmech., 1895).

fonction, et le point de départ devrait être cherché plus haut, à l'origine même des variations, c'est-à-dire dans le germe. Il convient d'examiner ici cette opinion.

Reprenant ce que j'ai dit au début, je supposerai que chez tous les représentants d'une espèce appartenant à l'embranchement des Arthropodes, il se trouve qu'à la suite d'une variation brusque et générale il apparaisse une différence marquée dans la forme générale du corps, différence résultant par exemple, s'il s'agit d'un crustacé, d'un élargissement sensible du céphalothorax modifiant le rapport qui existait primitivement entre la longueur et la largeur du corps. Si cette espèce avait présenté jusque-là des membres à basipodite et à ischiopodite nettement séparés, et s'il en était encore ainsi chez la forme de Crustacé récemment apparue, il est presque certain que de tels membres ne tarderaient pas à subir des changements. Ils seraient obligés de s'étendre davantage pendant la locomotion afin d'assurer le mieux possible la stabilité du corps. D'où, des modifications dans la situation des points d'appui, amenant elles-mêmes des tractions et des tensions, notamment dans la région fémoro-trochantérienne. Ces efforts auraient probablement pour résultat l'ankylose graduelle de l'articulation qui réunit le fémur au trochanter et la soudure de plus en plus marquée de ces deux articles.

A mon avis, les actions mécaniques dont il est question ici pourraient non seulement modeler la chitine, substance d'une admirable plasticité dans ses parties molles et profondes ⁽¹⁾, mais elles pourraient, en outre, avoir une influence directe sur l'hypoderme ou membrane chitinogène, dans les régions où elles sont le plus actives, et cela en changeant la façon dont aurait dû se faire normalement la sécrétion de la chitine, au point de vue de la quantité et de l'arrangement des dépôts formés par cette membrane ⁽²⁾. Ces modifications

(1) J'ai donné un exemple de cette grande plasticité dans le chapitre II, à propos de l'apparition de l'échancre occupant la partie supérieure du fémur dans les membres de remplacement des Phasmes.

(2) Je me demande même s'il ne serait pas possible d'expliquer d'une façon analogue, par des pressions et des chocs agissant sur le périoste des os, et par des pressions sur les odontoblastes et les follicules des dents de remplacement en voie de formation, quelques-uns des changements opérés dans la forme de certains os ou dans celle des dents des animaux à travers les âges géologiques.

J'ai pu observer sur moi-même de curieuses déformations des ongles humains par de simples pressions répétées, opérées non sur l'ongle directement, mais sur la pulpe charnue du pouce. Et cependant la corne de l'ongle est aussi résistante que la chitine la plus épaisse. Qu'une personne aux mains délicates, n'ayant jamais exercé un métier

dans la manière dont se dépose la chitine auraient précisément amené des modifications dans la disposition des articulations.

Ces changements lents et graduels deviendraient héréditaires : 1^o parce qu'ils s'opéreraient chez tous les représentants de l'espèce et non pas isolément ; 2^o parce qu'ils joueraient un très grand rôle dans la conservation de l'existence de l'arthropode (perfectionnement du mode de locomotion ou du mode d'adaptation d'un membre à une fonction nouvelle, et surtout possibilité de l'autotomie, soit évasive, soit exuviale).

Il me semble très logique de chercher dans le germen lui-même le point de départ de la variation dans la largeur du céphalothorax ayant entraîné la modification dans les articulations des membres ; mais, à mon avis, l'apparition de la soudure du basipodite et de l'ischiopodite ne se serait pas produite spontanément et en même temps que l'augmentation de largeur de la carapace ; en un mot, cette modification n'aurait pas été pour ainsi dire commandée immédiatement par le germen. Elle ne serait pas innée ou congénitale. Les observations de HERRICK établissent nettement, en ce qui concerne le Homard, que, chez certains Arthropodes, la soudure, quelle que soit la cause qui l'ait provoquée, ne se montre pas forcément dès la naissance.

La variation dont le germen aurait été le siège n'entraînerait pas d'une façon directe la modification de l'articulation ; mais elle amènerait immédiatement la modification dans les dimensions du céphalothorax, et celle-ci provoquerait à son tour la modification de l'articulation. Ce n'est donc qu'indirectement, et par contre-coup seulement, que la variation du germen produirait celle de l'articulation du basipodite avec l'ischiopodite.

En supposant même que des traces d'ankylose, de soudure, aient

manuel grossier, s'occupe, environ un quart d'heure par jour à réduire en menus fragments, au moyen des mains seulement, une substance assez résistante, telle que du bois en brindilles un peu grosses ; au bout d'une quinzaine de jours, cette personne verra apparaître, dans la région moyenne des ongles des pouces, — du pouce droit surtout, si elle n'est pas gauchère, — des stries en arc de cercle traversant la plaque cornée sur toute sa largeur. Ces stries seront un peu en relief de façon à former un petit bourrelet très légèrement en saillie. C'est le simple hasard qui m'a amené à faire cette observation banale, intéressante cependant dans le cas qui nous occupe.

Les substances considérées comme les plus dures, les os, par exemple, subissent cependant comme une cire molle les déformations que les forces externes ou internes tendent à leur imprimer (cas du modelage par action musculaire des fausses articulations ou pseudarthroses, cas du sternum perforé par un anévrisme).

résulté directement de la variation survenue dans le germen, il me

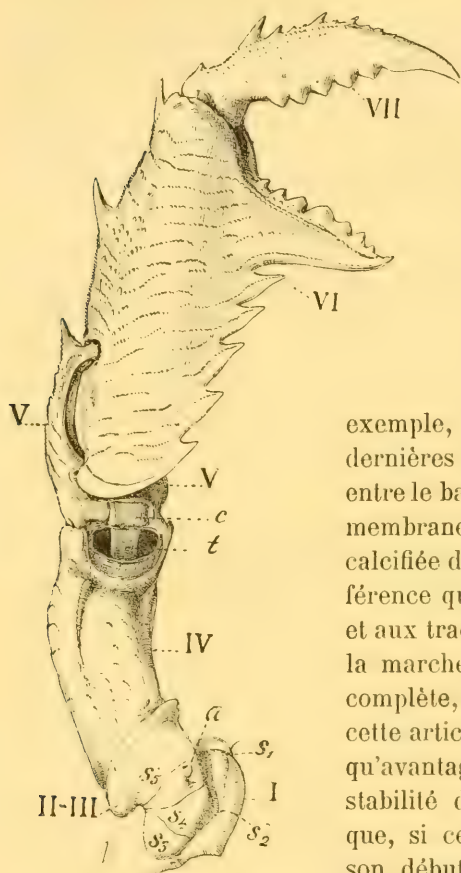


FIG. 22. — Chélipède de *Ranina dentata*. — I, coxopodite ; II-III, article considéré ordinairement comme résultant de la soudure du basipodite et de l'ischiopodite ; IV, méropodite ; V, carpopodite ; VI, propodite ; VII, dactylopodite. (Grandeur naturelle).

paraîtrait indispensable d'admettre que l'exercice, l'excitation fonctionnelle, ont joué un rôle très important dans l'achèvement et le perfectionnement de cette disposition spéciale.

L'examen des appendices des Crustacés m'a surtout engagé à penser ainsi. Chez *Astacoides madagascariensis*, par

exemple, les membres des quatre dernières paires thoraciques possèdent entre le basipodite et l'ischiopodite une membrane articulaire partiellement calcifiée dans la partie de sa circonférence qui est soumise aux pressions et aux tractions les plus fortes lors de la marche. L'ankylose est à peu près complète, et le peu de jeu laissé à cette articulation paraît plutôt nuisible qu'avantageux dans le maintien de la stabilité du corps. Il est à supposer que, si cette disposition avait été, à son début, en quelque sorte arrêtée, commandée par le germen, elle serait apparue plus parfaite, ne laissant rien à faire à l'excitation fonctionnelle, qui n'aurait pas eu à intervenir pour perfectionner les choses dans la mesure de ses moyens. La membrane articulaire eût été calcifiée sur toute sa périphérie.

Comme second exemple, je choisirai l'un des chélipèdes d'un curieux Décapode des mers tropicales, la Ranine dentée (*Ranina dentata* LATREILLE).

Ce membre est déjà remarquable par la forme si spéciale de sa pince (fig. 22) et par les mouvements de rotation en volet de cette dernière autour de la charnière constituée par ses deux points d'articulation avec le carpopodite (V), dont la position par rapport à celle des autres articles constitue encore une particularité.

Mais, ce qui est surtout digne d'attention, c'est l'aspect qu'offre la région formée par le coxopodite (I) et par l'article résultant de la soudure du basipodite et de l'ischiopodite (II-III). Cette région présente ce que l'on pourrait presque appeler une disposition tourmentée, indice de modifications successives, probablement amenées elles-mêmes par des changements dans les dimensions relatives de la carapace et dans les fonctions du membre.

Les lignes s_1, s_2, s_3, s_4, s_5 , dont il est impossible de préciser la nature exacte, paraissent cependant correspondre à d'anciennes articulations ⁽¹⁾ ayant librement fonctionné chez des formes ancestrales, et qui se seraient ensuite ankylosées et auraient disparu en laissant toutefois des traces de leur existence passée, c'est-à-dire les lignes en question et l'indication d'un condyle articulaire ou ginglyme (a).

Il me semble bien difficile d'admettre que ces changements profonds aient été directement et entièrement dûs aux variations survenues dans le germen. Ici encore, je serais tenté de voir l'intervention marquée d'actions mécaniques contribuant à mener à bonne fin des modifications dont la direction aurait en quelque sorte été indiquée dans le germen ⁽²⁾.

Les ankyloses, les soudures, paraissent avoir été la conséquence de la perturbation profonde apportée dans le membre par la forme et la situation anormale de la pince et du carpopodite. La consoli-

(1) Après inspection de cet appendice de la Ranine dentée, il me semble impossible de ne pas admettre un nombre d'articles supérieur à 7 dans la constitution du membre typique des Crustacés décapodes. La division du membre en coxopodite, basipodite, ischiopodite, méropodite, carpopodite, propodite et dactylopodite, ne paraît insuffisante. L'article désigné par (II-III) sur la figure 22 résulterait, à mon avis, de la fusion de 3 articles : le basipodite, l'ischiopodite, plus un article intercalé entre eux.

(2) Il me semble bien difficile de ne pas admettre que l'excitation fonctionnelle, sous forme de tractions et de tensions, n'ait pu modifier l'aspect et même la nature du tendon t (fig. 22), en amenant la calcification de la partie c . La membrane articulaire a été incisée de façon à montrer la partie normale t du tendon située à l'intérieur du méropodite (IV), tandis que sa partie c est pour ainsi dire incrustée dans la membrane articulaire, en formant relief.

dation de ce membre était devenue indispensable ; elle n'a pu être obtenue que par la disparition des articulations situées près de la base du chélipède.

Ici encore, les changements entraînés par l'excitation fonctionnelle seraient ensuite devenus héréditaires pour les raisons suivantes : 1^o ils s'opéraient non pas isolément mais chez tous les représentants de l'espèce, contraints à les subir et dans l'impossibilité de se soustraire à leur action ; 2^o ces changements, loin de constituer un détail banal modifiant quelque peu une articulation, étaient au contraire de première importance puisque, lorsque l'autotomie évulsive ou l'autotomie exuviale doit se produire, la vie de l'Arthropode dépend souvent du bon fonctionnement du dispositif qui assure la rupture du membre (dans le cas présent cette rupture s'effectue suivant le sillon s_4). Il est certain que ce dispositif n'a dû devenir parfait qu'après la disparition des articulations qui auraient nui à son fonctionnement. Les modifications, les perfectionnements définitifs, d'abord acquis par l'exercice, par l'excitation fonctionnelle, seraient donc devenus fixés et auraient ensuite été transmis par hérédité ; de sorte que, maintenant, on les constate dès la naissance de l'Arthropode (soudure entre le 2^e et le 3^e article des membres chez les Décapodes brachyures, chez les Phasmides, etc.), ou à un certain stade de son développement post-embryonnaire (soudure entre le 2^e et le 3^e article des chélipèdes chez le Homard). Ce dernier exemple surtout, permet de suivre pour ainsi dire pas à pas le processus et indique nettement de quelle façon les choses se seraient passées, puisque la soudure se produit graduellement à partir de la 4^e mue.

L'importance de la disposition spéciale qui, chez les Arthropodes, assure l'autotomie et ensuite les régénérations les plus rapides et les plus parfaites, est encore augmentée parmi certains d'entre eux, les Phasmides notamment, par suite d'un rôle assez particulier.

Mes expériences sur les régénérations consécutives à des résections expérimentales chez *M. inunctans* et chez *R. scabrosus*, me portent en effet, à admettre qu'un mode de sélection tout spécial a été pour beaucoup dans le perfectionnement du membre régénéré. J'ai pu remarquer que les parties régénérées étaient d'autant plus parfaites que les sections avaient été pratiquées plus régulièrement. Lorsqu'une section dans le tibia ou dans le tarse est opérée obliquement, il en

résulte une régénération tératologique avec articles tarsiens informes et mal délimités les uns des autres. Presque toujours, un membre aussi imparfait se sépare du corps à la mue suivante. Il en est de même des moignons avec traces informes de régénération consécutives à des sections dans le haut du tibia ou dans la région inférieure du fémur. Ces productions tératologiques présentent presque constamment, au moment de la mue, des adhérences avec leur vieux fourreau de chitine, dans leur partie terminale surtout. C'est pourquoi elles sont ordinairement supprimées par autotomie exuviale et rejetées avec la vieille enveloppe cuticulaire. Il y a donc là une réelle sélection opérée par les mues et pour laquelle j'ai proposé le nom de *sélection exuviale*. C'est précisément cette particularité qui augmente encore l'importance de la soudure fémoro-trochantérienne.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LA FACULTÉ RÉGÉNÉRATRICE.

Je crois qu'il y a lieu de considérer la faculté régénératrice comme une propriété primitive et fondamentale du protoplasma. Elle se manifeste d'une façon intense chez l'œuf, chez l'embryon, chez les Protozoaires et chez des organismes qui, normalement, ne sont exposés à aucune mutilation.

Au cours de l'évolution phylogénétique, lorsque les organismes se différenciaient de plus en plus au point de vue histologique comme au point de vue fonctionnel, il semblerait que la faculté régénératrice, d'abord également répartie, tendait à s'atténuer progressivement et finissait par disparaître des régions nullement exposées à être mutilées, tandis qu'elle persistait dans celles appelées à subir des mutilations, se montrant d'autant plus marquée que ces mutilations étaient plus fréquentes ⁽¹⁾.

On dirait alors que seules ces cellules situées dans les régions sujettes à être souvent mutilées, bien qu'elles se soient entièrement différenciées au point de vue fonctionnel, ont cependant échappé à une différenciation histologique complète en conservant une certaine réserve de protoplasma indifférent.

(1) Il est toutefois certain que la faculté régénératrice a pu persister chez des êtres non exposés à être mutilés, mais chez lesquels il n'existe pas une *grande spécialisation* des tissus ; c'est le cas des Protozoaires, des Planaires, des Ascidies, etc.

A qui voudra essayer d'édifier une théorie de la régénération, il semblera tout indiqué d'avoir à tenir compte en premier lieu de la lutte entre les molécules des cellules considérées isolément, de la lutte intracellulaire en un mot, à partir surtout du moment où la différenciation histologique n'était pas encore suffisamment avancée pour avoir transformé tout le protoplasma indifférent dans les cellules où la faculté régénératrice devait plus tard disparaître définitivement ; c'est-à-dire à partir du moment où toutes les cellules de l'organisme possédaient encore cette faculté.

Il semblerait que, chez les cellules appartenant à des régions non mutilées, les progrès de la différenciation histologique aient continué jusqu'à transformation complète du protoplasma indifférent avec diminution progressive de la faculté régénératrice jusqu'à son entière disparition. Au contraire, chez les cellules qui étaient soumises à des lésions répétées, le protoplasma indifférent ou protoplasma de réserve devait entrer fréquemment en action pour réédifier des parties manquantes. La nutrition, l'assimilation, auraient alors pu se maintenir sensiblement constantes chez ce protoplasma qui aurait précisément dû à cela d'être conservé dans la cellule. Dans les régions où les mutilations devenaient de plus en plus rapprochées, le protoplasma indifférent aurait eu de plus en plus l'occasion de mettre en jeu ses fonctions édifcatrices ; par suite, la nutrition, l'assimilation, seraient parallèlement devenues plus actives chez lui aux dépens des substances rivaes contenues dans la cellule, et sur lesquelles sa prédominance tendait à s'affirmer. Cela permettrait-il peut-être d'expliquer l'accroissement de la faculté régénératrice en raison de la fréquence des mutilations ?

Il est d'ailleurs un autre point qu'il restera à expliquer. Comment se fait-il, en effet, que, dans certains cas, le protoplasma de réserve, qui échappe à la différenciation histologique complète, semble correspondre à un stade ancestral ayant précédé le stade actuel ? L'organisme qui évolue, au lieu de se transformer tout d'une pièce ou en un seul temps se transformerait-il en plusieurs temps successifs ? Certaines cellules, formant maintenant des îlots ou des plages localisées précisément dans les régions soumises aux mutilations fréquentes, auraient-elles pu conserver une autonomie relative grâce à laquelle la réserve de protoplasma indifférent, qu'elles sont les seules à contenir, serait provisoirement soustraite à l'action des

forces évolutives ⁽¹⁾ tandis que les autres substances constitutives de ces mêmes cellules seraient modifiées par ces forces ?

En plus du rôle de la lutte intracellulaire, il y aura certainement aussi à tenir compte de l'action de la lutte qui a lieu entre les cellules, de la lutte intercellulaire, en un mot.

Par le fait même que les cellules mises à nu par des lésions répétées de la région qu'elles occupent se trouvent momentanément délivrées de la contrainte due à la compétition nutritive et à la compression causée par les cellules constituant la partie qui vient d'être enlevée, elles peuvent se diviser et se multiplier de façon à compléter l'organisme.

Dans les régions où les mutilations étaient répétées, les cellules mises à découvert avaient donc l'occasion fréquente de se soustraire à l'action inhibitrice ⁽²⁾ de celles qui les recouvraient et partiellement

(1) Les choses semblent se passer comme si la réserve de protoplasma indifférent, par suite de la prédominance qui lui assure une sorte d'autonomie, évoluait plus lentement que le reste de la cellule. Dans certains cas, cependant, le retard s'atténuerait, et les cellules contenant cette réserve tendraient, sous l'influence prolongée du milieu et sous celle des cellules rivales, à en arriver au stade évolutif où est parvenu le reste de l'organisme. C'est ainsi que chez *Bacillus Rossii*, les cellules douées de la faculté régénératrice seraient quelquefois contraintes à donner un membre à tarse pentamère à la place du membre à tarse tétramère qui, chez cette espèce, résulte presque constamment de la régénération. C'est ce qui expliquerait peut-être aussi le cas du tarse pentamère succédant, sans mutilation et au cours d'une mue, à un tarse tétramère (exemple cité par GODELMANN, voir chap. II). Les cellules des régions exposées aux mutilations fréquentes ont conservé un certain *potentiel plastique*, pour employer le terme de GIARD, mais elles ne peuvent pas se soustraire indéfiniment à l'action prolongée du milieu, ni à celle des cellules rivales.

(2) Je donne ici à cette expression le sens large qu'on lui attribue souvent sans avoir en vue les phénomènes nerveux. L'un des meilleurs exemples de l'état d'inhibition dans lequel certaines cellules de l'organisme peuvent se trouver par rapport à d'autres est fourni, chez le Triton, par les cellules iriennes qui, lors de l'ablation du cristallin, pourraient, après dépigmentation, reformer cet organe. L'action inhibitrice ayant cessé, ces cellules sont à même de se multiplier par divisions successives. WEISMANN [99] a montré que le cristallin du Triton était sujet aux mutilations, ce qui expliquait la possibilité de sa régénération. Les cellules iriennes étant fréquemment soustraites à la contrainte exercée sur elles par les cellules du cristallin, sembleraient avoir conservé l'autonomie relative dont il est question ici. En résumé, ce ne seraient pas toujours les cellules restantes d'un organe qui reformeraient cet organe. D'une façon générale, pour qu'il y ait régénération, l'essentiel serait la présence, à la surface de la plaie ou dans son voisinage *immédiat*, de cellules ayant pu conserver une certaine réserve de protoplasma indifférent. Dès l'instant où ces cellules ne seraient plus en état d'inhibition, elles pourraient compléter l'organisme, sans qu'il soit même nécessaire qu'elles appartiennent à la partie mutilée. Dans ces conditions, il ne saurait donc être question de préformation.

peut-être à l'action inhibitrice des autres cellules de l'organisme. Cela aurait encore pu contribuer à augmenter grandement l'autonomie relative laissée aux cellules des régions mutilées ou plutôt à leur réserve de protoplasma indifférent.

A mon avis, une théorie de la régénération, pour être vraiment adéquate aux faits, devra tenir compte de la loi de LESSONA, et aura par suite à expliquer pourquoi les cellules appartenant à une région fréquemment mutilée peuvent jouir, ou paraître jouir, d'une autonomie relative, se soustraire à une différenciation histologique intégrale et garder une certaine réserve de protoplasma indifférent apte à régénérer les parties mutilées.

Cette théorie devra, en second lieu, faire comprendre pourquoi, dans certains cas, un organe régénéré, au lieu de correspondre au type morphologique actuel, représente une disposition ancestrale (hypotypie).

Enfin, elle devra fournir une interprétation à celles des hétéromorphoses qui ne se classent pas au nombre des régénérations hypotypiques : la substitution d'un organe antenniforme à un œil chez certains Décapodes, par exemple. Il est juste de reconnaître que beaucoup de ces hétéromorphoses sont actuellement explicables par l'action du système nerveux, — l'organe antenniforme vient remplacer l'œil quand il y a eu ablation du ganglion optique (HERBST), — ou par l'action modifiée de la pesanteur (expériences de LOEB sur les Hydraires).

Parmi les théories les plus récentes et les plus séduisantes (théories de SACHS, de PFLÜGER, de SPENCER, de DRIESCH, de W. ROUX, de O. HERTWIG, de WEISMANN, etc.), il n'en est aucune qui satisfasse entièrement aux trois conditions indiquées.

A la rigueur, celle de WEISMANN prévoit tout, mais beaucoup la rejettent parce qu'elle est basée sur la division *qualitative* du noyau et la préformation.

Celle de HERTWIG a le tort de supposer que le processus de la régénération peut, d'une façon générale, se ramener à un simple phénomène de bourgeonnement partant de la surface même de la section. Elle ne prévoit donc pas les cas où il y a refonte ou « remodelage » de parties situées au-dessous de cette section (Ex : cas de la régénération d'un membre chez un Phasme), et surtout les cas où le « remodelage » ne s'effectue pas simplement sur une partie du corps,

mais sur tout ce qui reste du corps une fois la mutilation opérée (cas de la régénération chez l'Hydre, chez les Planaires, chez les Méduses).

Certaines théories, celles d'HERBERT SPENCER et de RAUBER, par exemple, sont basées sur la conviction qu'il existe d'étroites ressemblances entre la régénération d'un cristal ébréché et celle d'un organisme mutilé.

Certes, dans les cas les plus simples, ces ressemblances existent : coïncidence de la régénération avec la croissance générale de l'organisme ou du cristal, croissance plus rapide des parties en voie de régénération comparativement aux autres parties.

Des cas d'hétéromorphoses s'observent même chez certains cristaux, sans cause apparente quelquefois (cristaux octaédriques d'alun avec grand axe oblique à la base après régénération obtenus par RAUBER), ou sous l'influence d'actions nettement déterminées (abaissement de température, modifications du milieu).

Mais, à côté de ces quelques ressemblances, il existe des différences si importantes, que le parallèle ne saurait être poussé plus loin. C'est ainsi que, chez les cristaux, on ne constate jamais de « remodelage » avant la régénération, comme cela a quelquefois lieu chez les organismes. De plus, des phénomènes de régénération peuvent se manifester chez un animal privé de toute nourriture, tandis qu'un cristal ne saurait se réparer sans l'apport de particules puisées dans le milieu extérieur (solution mère). Enfin — et c'est ici le point le plus important — chez les cristaux, les matériaux utilisés pour la régénération viennent directement se déposer à la surface de la région mutilée sans être préalablement modifiés ; il n'en est pas de même chez les organismes, puisque les matériaux puisés dans le milieu extérieur pénètrent d'abord à l'intérieur du corps où ils subissent de profondes modifications (assimilation) avant de pouvoir être utilisés.

En résumé, il n'existe aucune théorie de la régénération répondant aux desiderata ci-dessus exposés, aucune théorie tenant compte de la loi de LESSONA, de l'hypotypie, des hétéromorphoses, et à plus forte raison aucune théorie prévoyant non seulement les faits de remodelage, de refonte partielle ou totale de l'organisme après mutilation, mais aussi les cas où la régénération tend bien moins à rétablir immédiatement les parties enlevées qu'à faire renaître un

état d'équilibre indispensable pour la reprise des fonctions (1).

Le problème de la régénération est si complexe, il offre des aspects tellement variés, qu'il serait impossible, en l'état actuel de nos connaissances, d'essayer d'édifier ou même d'ébaucher la moindre théorie.

(1) Tel est le cas de la Méduse sectionnée, soit longitudinalement, soit transversalement et perpendiculairement à son axe. On voit chaque demi-méduse effectuer un effort manifeste de contraction qui amène en contact les parois coupées de la cloche. Au bout de 3 à 5 jours, les demi-méduses ont repris leur forme normale, mais leur taille n'est évidemment que la moitié de celle d'une Méduse ordinaire. Les faits de remodelage après mutilation chez l'Hydre, chez les Planaires, etc., peuvent également être considérés comme des cas où il y a, avant tout, tendance au rétablissement d'un état d'équilibre permettant la reprise des fonctions.



CHAPITRE VI.

SUR QUELQUES FAITS PHYSIOLOGIQUES
OBSERVÉS PENDANT LE PROCESSUS DE RÉGÉNÉRATION.

Au cours de mes expériences sur la régénération, j'ai eu l'occasion de constater certains faits physiologiques intimement liés à ce processus ainsi qu'à celui de l'autotomie.

L'exposé de ces faits fera l'objet du présent chapitre.

1. — PHÉNOMÈNES DE RÉGÉNÉRATION D'APPENDICES ET DE
CROISSANCE GÉNÉRALE CHEZ UN ORGANISME DONT LE POIDS
DIMINUE.

Les phénomènes dont il va être question ont été observés par moi à plusieurs reprises en expérimentant sur des larves et des nymphes de Mantides (*Mantis prasina*, *M. pustulata*), ainsi que sur des larves et des nymphes de Phasmides (*Monandroptera inuncans* et *Raphiderus scabrosus*).

Je me bornerai à citer, avec chiffres à l'appui, les résultats qui m'ont été fournis par une larve femelle de Mante. Ce sont ceux que je considère comme les plus-intéressants.

Le 21 juin 1902, je mets en expérience une larve de *Mantis prasina* à laquelle il reste encore deux mues à subir pour devenir insecte parfait. Je provoque immédiatement l'autotomie des deux membres postérieurs et je nourris abondamment la jeune Mante de Mouches et de petites larves de *Phylloptera laurifolia*.

A partir du 29 juin, l'insecte refuse toute nourriture et demeure presque constamment immobile. Vingt jours après, le 19 juillet, une mue s'opère; les deux pattes postérieures se sont reformées et mesurent l'une et l'autre environ $23 \frac{m}{m}$ à partir de la soudure fémoro-trochantérienne.

La taille de la larve a augmenté de $7 \frac{m}{m}$; de $41 \frac{m}{m}$ elle a passé à $48 \frac{m}{m}$. Malgré cela, son poids a sensiblement diminué. Il était de 627 milligrammes au début; il n'atteint maintenant que 393 milli-

grammes. Pendant son jeûne complet de 20 jours, l'insecte a par suite perdu 234 milligrammes, c'est-à-dire plus du tiers, mais moins de la moitié de son poids primitif : les 38/100, en réalité.

Nous sommes donc en présence d'un fait qui paraît paradoxal au plus haut point : *un organisme demeuré pendant un temps déterminé sans prendre la moindre nourriture, bien qu'il ait diminué de poids a néanmoins grandi et régénéré deux appendices absents.*

En outre, la perte de poids ne s'est pas opérée d'une façon graduelle et continue; de temps à autre survenaient de petites oscillations, de faibles augmentations, ne dépassant jamais 1 millig. 1/2 ou 2 milligrammes.

Le paradoxe n'existe toutefois qu'en apparence. La difficulté ne réside pas dans la diminution du poids, qui s'explique par le fait que l'organisme ne puisant plus aucune nourriture à l'extérieur, est obligé de vivre aux dépens des réserves nutritives préalablement accumulées dans ses tissus; mais elle semble résider : 1^o dans l'augmentation de taille très sensible malgré la diminution de poids; 2^o dans les accroissements de faible durée constatés dans le poids de l'insecte qui ne prend aucune nourriture.

L'interprétation de la première de ces deux particularités n'offre cependant rien d'insurmontable. Pendant son jeûne, véritable période de vie ralentie au cours de laquelle les échanges sont peu actifs, la larve n'a pas consommé la totalité de ses matériaux de réserve. Dans le tissu adipeux, il en est resté une quantité considérable, dont une grande partie sera consacrée à assurer la croissance. Ces matériaux n'ont donc pas été détruits; ils ont été remaniés, transformés et répartis autrement qu'ils ne l'étaient auparavant.

Quant aux accroissements de poids de faible durée, ils constituent un phénomène semblable à celui que BOUTCHARD a signalé chez les Vertébrés.

Le 15 octobre 1898, ce savant faisait à la Société de Biologie une communication du plus haut intérêt, ayant pour titre « Augmentation de poids du corps sans apport alimentaire ».

Un homme ou un chien peut augmenter de poids alors qu'il ne prend aucun aliment et que les seuls apports de substance qu'il est susceptible de fixer lui viennent uniquement de l'air atmosphérique. Ces augmentations sont dues à la fixation d'oxygène et à l'oxydation incomplète de la graisse qui se transforme en glycogène. En un

mot, un poids donné de graisse donne, sous l'influence de l'oxygène, un poids *plus fort* de glycogène. Le résultat de l'oxydation est l'augmentation du poids total de l'homme ou du chien. C'est ainsi qu'un homme qui aurait absorbé 52 gr. 76 de graisse formerait 79 gr. 5 de glycogène plus une certaine quantité d'eau, le tout donnant environ 40 grammes de plus pour les matériaux retenus dans l'organisme ; mais cette augmentation ne durerait pas plus d'une heure.

Le phénomène de BORCHARD peut donc s'observer aussi chez les Invertébrés, chez les Insectes notamment. Il est bien plus apparent lorsqu'on emploie pour les expériences les énormes larves de *Monandroptera inuncans*, qui peuvent atteindre une longueur de 14 centimètres et un poids de 7 à 9 grammes, tandis que les larves des trois espèces de Mantes que j'avais à ma disposition mesuraient au plus une longueur de 40 à 48^{mm}/_m correspondant à un poids maximum de 850 milligrammes à 1 gr. 200.

La constatation du phénomène en question n'a d'ailleurs rien de surprenant, si l'on songe que le corps des larves d'insectes contient, surtout aux approches de la métamorphose ou des mues, des quantités considérables de tissu adipeux, qui va subir diverses transformations, mais dont une partie donnera certainement naissance à du glycogène. C'est précisément cette production de glycogène, à la suite de fixation d'oxygène par la graisse, qui expliquerait les augmentations passagères du poids total de l'insecte.

A la suite d'un certain nombre d'expériences, j'ai pu constater qu'après le jeûne d'une vingtaine de jours qui précède la quatrième et la cinquième et dernière mue, les larves et les nymphes des Mantes perdaient environ 37 ou 38 pour cent du poids qu'elles accusaient immédiatement avant ce jeûne.

La moitié de cette diminution, soit 19 pour cent, correspond à la perte de poids pour les 14 ou 15 premiers jours. Il suffit de 5 ou 6 derniers jours de jeûne pour faire disparaître les 19 autres centièmes.

Voici, par exemple, quelques chiffres se rapportant à une nymphe de *M. prasina*.

Du 12 juin au 1^{er} juillet 1902, l'insecte, qui pesait d'abord 1 gramme 324, a perdu 494 milligrammes et ne pèse plus, par suite, que 830 milligrammes. La perte de poids est donc comprise entre 37 et 38 pour cent.

Sur ces 494 milligrammes disparus, 239 ont été perdus dans les quinze premiers jours de jeûne (du 12 juin au 26 juin), les 255 autres milligrammes ont disparu pendant les 5 derniers jours (du 26 juin au 1^{er} juillet).

Le tableau ci-dessous donne les diminutions de poids constatées toutes les 24 heures pendant ces 5 derniers jours.

26 juin	9 h. matin,	l'insecte pesait	1.085 milligr.						
27 —	d ^e	—	—	1.038	—	perte 47 milligr.	en 24 h.		
28 —	d ^e	—	—	989	—	—	49	—	d ^e —
29 —	d ^e	—	—	925	—	—	64	—	d ^e —
30 —	d ^e	—	—	881	—	—	44	—	d ^e —
1 ^{er} juill.	d ^e	—	—	830	—	—	51	—	d ^e —
				Total.....	255 milligr.				

Cette diminution de poids de 255 milligrammes en 5 jours donne une moyenne de 2 milligrammes par heure, ce qui est une quantité très sensible.

Chez les Phasmides que j'ai étudiés, la période de jeûne et de demi-immobilité qui précède la mue ne dépassait pas une durée de 4 à 6 jours, et la perte de poids ne représentait guère que le quart du poids total de la larve. Malgré cela elle atteignait jusqu'à 2 grammes chez les énormes larves de *Monandroptera inuncans*.

Au cours des expériences dont il vient d'être question, les insectes étaient entièrement privés d'eau. Une fois par jour, ils étaient extraits de leurs cages et pesés ⁽¹⁾. L'atmosphère de ces cages était maintenue suffisamment humide au moyen d'une éponge imbibée d'eau, placée hors de la portée des larves. Chez ces dernières, quand elles vivent en liberté, sans privation d'eau, les pertes de poids doivent être bien moins sensibles.

II. — SUR DES CAS DE MORT PAR EMPÊCHEMENT D'EXUVIATION ET LEUR RELATION AVEC DES MUTILATIONS RELATIVEMENT ANCIENNES.

Au cours de mes expériences sur la régénération, j'ai pu constater que des larves et des nymphes de Phasmides et de Mantides, après

(1) Quelques spécimens, enfermés dans de petites boîtes légères, demeuraient cependant plus ou moins longtemps sur l'un des plateaux de la balance de précision pour la constatation du phénomène de BOUCHARD.

avoir survécu cinq, huit, et même quinze jours à des mutilations ayant entraîné une hémorragie abondante suivie d'une cicatrisation quelque peu tardive, après avoir pris une quantité notable de nourriture et avoir paru recouvrer leur vigueur primitive, succombaient ensuite sans cause apparente.

Toutefois, le moment de la mort paraissant coïncider très sensiblement avec celui où aurait dû se produire une mue, il y avait là une indication. Le corps ne présentait aucune flaccidité particulière, mais les téguments avaient pris la coloration mate qui présume ordinairement les approches des changements d'enveloppe chitineuse.

Ces constatations m'ont amené à attribuer la mort de l'insecte à l'impossibilité de muer dans laquelle il s'est trouvé ⁽¹⁾.

Pour bien comprendre ce qui me porte à émettre cette opinion, il est nécessaire de savoir que, chez les Phasmides, les Mantides et les Blattides, on peut constater la présence d'une *ampoule cervicale*, semblable à celle que KÜNCKEL D'HERCULAI [90^a, 90^b] a signalée chez les Acridides. Elle est constituée en réalité par une membrane molle, unissant dorsalement la tête au prothorax et qui peut se transformer, par afflux du sang, en une poche fortement gonflée venant faire saillie immédiatement en arrière de la tête.

L'ampoule cervicale joue un rôle capital dans le processus de la mue. Elle devient alors turgescence de la façon suivante, décrite par KÜNCKEL D'HERCULAI : « L'insecte remplit son jabot d'air au point de le distendre complètement. Des contractions musculaires, même peu énergiques, peuvent alors aisément chasser le sang dans l'ampoule cervicale. L'effort exercé par celle-ci est d'autant plus énergique que le jabot est gonflé d'une plus grande quantité d'air ».

Par son augmentation de volume, cette ampoule vient exercer une pression considérable sur les téguments de la région prothoracique, qui sont très distendus. Comme, à ce moment, la couche intermédiaire hyaline a disparu, les vieilles couches chitineuses n'adhèrent plus aux couches de formation récente et la vieille enveloppe se fend longitudinalement d'avant en arrière. La déchirure, commencée

(1) De son côté H. BRINDLEY [97] a constaté que, chez des Blattes dont les mutilations avaient été suivies de cicatrisation parfaite, la mort sans cause apparente survenait souvent avant la mue. Le taux de la mortalité chez ces Insectes atteignait jusqu'à 25 %. Ici encore la mort a dû se produire pour des causes analogues à celles que j'invoque au sujet des Phasmides et des Mantides.

immédiatement en arrière de la tête, gagne de proche en proche sur toute la région dorsale sous forme d'une fente rectiligne médiane. C'est grâce à elle que l'insecte peut se dégager de son ancien revêtement chitineux devenu trop étroit.

Le sang joue donc un rôle mécanique important dans le phénomène de la mue. On comprend alors que, si une trop grande quantité de ce liquide a été perdue à la suite des mutilations d'appendices, ce qui reste ne sera pas suffisant pour produire un gonflement capable d'amener la rupture de la vieille enveloppe chitineuse ⁽¹⁾. Il en résultera la mort de l'insecte, demeuré emprisonné dans une enveloppe inextensible et trop étroite.

On voit donc que des hémorragies qui n'ont pas été immédiatement mortelles peuvent cependant, plusieurs jours après la cicatrisation complète des plaies, amener la mort d'une façon indirecte, en rendant la mue impossible.

J'ajouterai que, si les spécimens de Phasmides et de Mantides dont il vient d'être question, examinés immédiatement après leur mort, n'offraient pas la moindre trace de fente dans la région dorsale de leurs téguments, j'en ai par contre recueilli d'autres, morts dans des conditions qui m'ont paru absolument identiques, et dont les téguments présentaient, dans la région prothoracique, un début de fente de 2 à 3 ^m/_m de longueur.

Il semble probable que, dans ce cas, l'ampoule cervicale avait en grande partie rempli ses fonctions; mais pour assurer l'exuviation, il faut certainement qu'à la turgescence de cette ampoule vienne s'ajouter la turgescence générale du corps entier ⁽²⁾, qui achèvera le travail de déchirure commencé par la première. Cette seconde turgescence n'avait pas dû être suffisante, de sorte que les insectes étaient morts pour n'avoir pu se défaire de leur vieille enveloppe

(1) Il est encore un détail qui me fait croire que les insectes en question étaient morts parce qu'ils n'avaient pu se défaire de leur vieille enveloppe : sur la plupart d'entre eux, la membrane reliant la tête au prothorax était quelque peu gonflée et distendue, de façon à former une saillie apparente, mais qui n'avait pas été suffisante pour provoquer l'éclatement de la cuticule. Nombre d'entre ces individus, qui avaient mangé abondamment après la cicatrisation des plaies, étaient entrés ensuite, quelques jours avant leur mort, dans une période de jeûne et de demi-immobilité absolument semblable à celle qui précède normalement la mue.

(2) Cette turgescence générale au moment des mues est rendue manifeste par la particularité suivante : les formes s'arrondissent sensiblement, ce qui amène la disparition des plis latéraux de l'abdomen.

chitineuse. Je suis d'autant plus porté à considérer cette hypothèse comme exacte que le corps des insectes en question, sans être mou et flasque, ne présentait cependant pas les formes arrondies qui caractérisent ordinairement les individus dont la mue s'opérera normalement.

Il est évident que la perte considérable de sang qui résulte de certaines mutilations risque surtout d'être fatale à l'insecte lorsque les mutilations sont opérées peu de temps avant le moment de la mue, au cours de la période de jeûne et d'immobilité presque complète qui la précède directement. Mais, quand l'hémorragie s'est produite un certain nombre de jours avant le début de cette période, l'insecte, s'il est abondamment nourri, arrive le plus souvent à récupérer la quantité de sang suffisante pour assurer le bon fonctionnement de l'ampoule cervicale et le degré de turgescence générale indispensable pour permettre l'exuviation.

III. — SUR L'EXISTENCE PROBABLE D'UNE INFLUENCE EXERCÉE PAR LES MUTILATIONS DES APPENDICES SUR LE NOMBRE DES MUES.

J'ai tout lieu de croire que, dans certains cas, une perte de sang considérable, mais insuffisante cependant pour entraîner la mort immédiate ou la mort par empêchement d'exuviation, peut toutefois avoir une conséquence très importante : la réduction du nombre des mues.

Après avoir constaté, chez *Monandroptera inuncans* et chez *Raphiderus scabrosus*, que le nombre des mues n'était pas constant et qu'on en comptait tantôt cinq, tantôt six ⁽¹⁾, j'ai tenté de chercher quelles pouvaient être les causes de cette différence. En ce qui concerne l'influence de la quantité de nourriture, l'expérimentation semble ne devoir donner aucun résultat précis ; les facteurs qui agissent paraissent surtout être des facteurs internes.

Sur un nombre donné d'insectes, élevés depuis leur naissance dans une même cage à compartiments, traités et nourris de façon absolument identique, il en est cependant qui subiront seulement cinq

(1) Six est le chiffre maximum, et aussi celui qui est le plus souvent réalisé. R. DE SINÉTY [1901] a observé aussi de ces variations dans le nombre des mues chez *Menezenus obtusispinosus* (4 et 5 mues) et chez *Dixippus morosus* (5 et 6 mues).

mues, tandis que les autres en subiront six. Ce fait indique nettement la prépondérance des facteurs internes.

Ces derniers pourraient jusqu'à un certain point être quelquefois tenus en échec à la suite d'une diminution sensible apportée expérimentalement dans la quantité de nourriture.

En formant deux lots égaux de jeunes larves de *R. scabrosus* prises à la sortie de l'œuf, en nourrissant abondamment celles du premier lot, tandis que celles du second lot ne recevaient que la quantité de nourriture strictement indispensable pour le maintien de leur existence, en opérant ensuite des pourcentages, j'ai constaté que le nombre des insectes parfaits n'ayant subi que cinq mues était légèrement plus élevé dans le second lot. Cependant, avant de conclure d'une façon tout à fait affirmative, il sera nécessaire que j'effectue des pourcentages très nombreux.

Si les différences dans la quantité de nourriture semblent jouer un rôle peu marqué, il n'en serait probablement pas toujours de même des différences quantitatives de sang. Je suis, en effet, tout porté à croire que, dans certains cas, une grande perte de sang à la suite de mutilations peut amener une réduction dans le nombre des mues.

J'ai expérimenté sur des larves de *R. scabrosus* prises à la sortie de l'œuf et divisées en deux lots égaux. Celles du premier lot n'avaient jamais subi aucune mutilation et étaient conservées telles, tandis que celles du second lot étaient choisies parmi des individus ayant survécu à des mutilations suivies d'une abondante hémorragie.

Les deux lots étaient abondamment et également nourris. Les pourcentages que j'ai effectués m'ont appris que le nombre des insectes parfaits n'ayant subi que cinq mues était plus élevé dans le second lot que dans le premier. Tandis que, dans le premier lot, on ne comptait guère que 8 à 10 % d'insectes adultes ayant subi cinq mues, on en trouvait jusqu'à 13 et 14 % dans le second lot.

Ces chiffres sembleraient donc venir à l'appui de ma supposition relativement à l'influence possible d'une abondante perte de sang sur le nombre des mues. Les mutilations entraînant cette perte de sang devraient être opérées sur des larves très jeunes, ou au moins sur des larves n'ayant pas encore effectué leur quatrième mue.

Dans certains cas, l'influence de la température joue peut-être un certain rôle. Je n'ai pas encore eu l'occasion d'expérimenter dans ce sens ; mais, je le répète, la diminution dans le nombre des mues, est due principalement, — et peut-être même complètement, — à des

facteurs internes. Autrement, il serait impossible de comprendre pourquoi, parmi un nombre donné de larves non mutilées, soumises à des conditions tout à fait identiques en ce qui concerne la nourriture, la température, etc., il s'en trouvera dont le développement post-embryonnaire exigera six mues, tandis que d'autres n'en subiront que cinq.

Soit, maintenant, une larve de Phasme devant normalement subir six mues et en ayant déjà effectué un certain nombre n (1). Dans ce que je serais tenté de considérer comme une sorte d'accélération du développement post-embryonnaire, tout semblerait se passer comme si, à la suite d'une trop grande perte de sang, la $n + 1^{\text{me}}$ mue ne pouvant s'effectuer dans les délais ordinaires, était enjambée en quelque sorte. L'étape $n + 1$ serait franchie sans arrêt, c'est-à-dire sans exuviation ; mais l'arrêt se produirait toutefois avant la venue du moment où aurait dû normalement se présenter l'étape $n + 2$. Cela signifie qu'après l'étape ou stade n viendrait une étape ou stade intermédiaire entre $n + 1$ et $n + 2$, offrant des caractères morphologiques externes et des caractères anatomiques mixtes.

Pour essayer de préciser davantage, je vais donner quelques détails avec chiffres à l'appui ; ces chiffres indiquent les durées comprises entre les six mues consécutives d'un spécimen de *Raphiderus scabrosus* ♂, et les dimensions du corps qui correspondent à chacune des mues. Chez les individus dont le développement post-embryonnaire exige six mues, les chiffres en question varient entre des limites très restreintes et diffèrent très peu de ceux que je donne ci-dessous.

A sa naissance le spécimen dont il s'agit mesurait 12 m/m .

Longueur après la 1 ^{re} mue, survenue 19 jours après la naissance ou le 19 ^e jour du développement post-embryonnaire.....	= 19 m/m .
Longueur après la 2 ^e mue, survenue 13 jours après la 1 ^{re} mue ou le 32 ^e jour du développement post-embryonnaire.....	= 27 m/m .
Longueur après la 3 ^e mue, survenue 18 jours après la 2 ^e mue ou le 50 ^e jour du développement post-embryonnaire.....	= 34 m/m .
Longueur après la 4 ^e mue, survenue 12 jours après la 3 ^e mue ou le 62 ^e jour du développement post-embryonnaire.....	= 42 m/m .
Longueur après la 5 ^e mue, survenue 16 jours après la 4 ^e mue ou le 78 ^e jour du développement post-embryonnaire.....	= 52 m/m .
Longueur après la 6 ^e mue, survenue 21 jours après la 5 ^e mue ou le 99 ^e jour du développement post-embryonnaire.....	= 63 m/m .

(1) n étant inférieur à 4.

Je supposerai que cette larve dont le développement post-embryonnaire complet s'effectua en réalité sans le moindre accident, sans la moindre ablation de membre, ait au contraire subi, entre la 2^e et la 3^e mue, par exemple, des mutilations entraînant une perte de sang considérable. Je crois alors que l'époque de la 3^e mue, au lieu de se présenter le 50^e jour du développement post-embryonnaire comme cela eut lieu, aurait peut-être pu se trouver différée par suite d'un retard dans l'apparition de la zone intermédiaire semi-liquide, lequel retard aurait été dû lui-même à la perte de sang trop considérable. Si, comme conséquence de cette dernière, la 3^e mue, au lieu de se produire le 50^e jour, n'était arrivée à se produire que le 57^e jour, par exemple, je suis porté à croire qu'après avoir dépouillé sa vieille enveloppe cuticulaire, la larve se serait présentée non pas avec les caractères morphologiques correspondant à la 3^e mue, mais avec des caractères mixtes tenant à la fois de ceux qui, normalement, font leur apparition lors de la 3^e mue et de ceux qui n'auraient dû se montrer qu'à la 4^e mue. En un mot, la 3^e et la 4^e mues seraient en quelque sorte résumées ou condensées en une mue unique ⁽¹⁾.

Ainsi que R. DE SINÉTY [1911], j'ai pu remarquer que les larves de Phasmes à mues réduites se montraient en avance sur les témoins par une apparition plus précoce des formes définitives. J'ai constaté en outre que leurs antennes comptaient un plus grand nombre d'articles.

Au stade IV, la larve d'un Raphidère qui sera reconnue plus tard n'avoir subi que cinq mues présentera des dimensions générales supérieures à celles du stade IV de la larve d'un autre Raphidère dont le développement post-embryonnaire aura exigé six mues. Mais, lorsque ces deux Phasmes seront arrivés à leur complet développement, celui qui n'aura subi que cinq mues présentera, en définitive, des dimensions inférieures à celles du spécimen à six mues. De plus, tandis que les antennes du premier ne posséderont que 24 ou 25 articles, celles du second en compteront 27, ce qui est le chiffre normal chez *R. scabrosus* adulte ; et cependant à un certain moment du développement post-embryonnaire, les antennes de la

(1) Les progrès du développement post-embryonnaire qui sont, à chaque moment, fonction du temps écoulé depuis la naissance, bien qu'ils n'aient pas été rendus apparents extérieurement par le phénomène de la mue qui a subi un retard, ne s'en seraient pas moins poursuivis dans les profondeurs de l'organisme.

larve du Phasme à cinq mues comprenaient plus d'articles que celles de la larve du Phasme à six mues.

Si les mutilations parviennent, de façon indirecte, à amener la réduction du nombre des mues chez un Phasme qui aurait dû subir six de ces dernières, ce ne peut être qu'à la condition d'être opérées avant la quatrième.

Dans le cas où, comme cela me semble probable, le nombre des mues pourrait jusqu'à un certain point être modifié par les causes ci-dessus indiquées, la particularité suivante, toute paradoxale qu'elle paraisse au premier abord, serait cependant possible : une larve qui succombera aux suites indirectes d'une perte de sang notable aurait pu survivre si la perte de sang avait été un peu plus considérable. L'hémorragie n'a pas été suffisante pour enrayer la venue de la mue et cette dernière n'a cependant pu s'effectuer complètement au dernier moment par suite du défaut de turgescence générale du corps, par suite aussi du gonflement insuffisant de l'ampoule cervicale. Si la perte de sang avait été plus considérable, la venue de la mue aurait peut-être pu se trouver retardée jusqu'au moment où la larve se serait trouvée dans des conditions favorables pour la subir, tout se bornant alors à une réduction du nombre de mues.



RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

I. — Les phénomènes autotomiques sont très marqués chez les Phasmides, et surtout chez les larves à partir de la 3^e mue. Ils sont bien moins nets chez les deux autres familles d'Orthoptères pentamères : les Mantides et les Blattides. Cela provient de ce que, chez les Phasmides, la soudure entre le trochanter et le fémur est parfaite, et de ce qu'aucun muscle ne passe du trochanter au fémur. Il en résulte un *locus minoris resistentiae* admirablement favorable à l'amputation spontanée.

II. — Après autotomie, les phénomènes de régénération se manifestent d'une façon très nette chez les Orthoptères pentamères. Le jeune membre en voie de développement, caché sous la production cicatricielle, demeure invisible jusqu'au moment de la mue qui suivra la mutilation. Il est enroulé sur lui-même ou comprimé dans le sens de sa longueur, de façon à remplir la cavité coxale du moignon demeuré en place ; cette cavité étant devenue à peu près vide à la suite de l'histolyse des parties molles qui l'emplissaient avant la mutilation. Le membre régénéré présente certains caractères spéciaux, dont le plus important est la tétramérie du tarse ; cette loi ne présentant que peu d'exceptions. La tétramérie tarsienne serait en somme, la réapparition d'un type morphologique ancestral. Ce serait un exemple d'hypotypie (GIARD).

III. — Les phénomènes de régénération se constatent aussi à la suite de résections expérimentales, à condition que celles-ci soient opérées dans certaines régions particulières des membres des Arthropodes considérés. La partie en voie de régénération, encore enroulée sur elle-même, demeure cachée sous la production cicatricielle jusqu'à la mue venant après la mutilation. Il y a encore tétramérie tarsienne pour le membre régénéré.

IV. — Le processus histologique de la régénération est le même pour les représentants des trois familles d'Orthoptères pentamères. Une assise hypodermique, en continuité avec l'hypoderme des parois

du moignon, vient tapisser la face interne de la production cicatricielle. En même temps que certaines modifications de structure se produisent, l'hypoderme subit ensuite un décollement qui le détache de la production cicatricielle et des parois chitineuses du moignon. Il remonte alors vers la partie supérieure de la cavité coxale et forme, par évagination, une papille qui constitue la première ébauche du membre de remplacement. Cette papille s'accroît et se pelotonne ou s'enroule sur elle-même. Des néoformations musculaires apparaissent à l'intérieur de cette papille ; elles semblent provenir d'un tissu à aspect mésenchymateux. On observe tous les termes de passage entre les cellules étoilées et anastomosées de ce tissu et les amibocytes très abondants dans la cavité du membre. Il y a concomitance des phénomènes d'histolyse et d'histogenèse ; les premiers ayant pour but de faire momentanément disparaître les vieux muscles du moignon qui seront ensuite réédifiés par l'histogenèse. Les phénomènes de régénération ne se bornent donc pas ici à un simple bourgeonnement ; il y a refonte ou remodelage plus ou moins complet de la partie demeurée en place après la mutilation.

La nature de la production cicatricielle qui est venue recouvrir la plaie détermine le mode de croissance du membre de remplacement :

1^o Si cette production est épaisse et résistante l'ébauche du futur membre ne pourra pas la refouler devant elle et sera par suite contrainte à se développer au-dessous, en demeurant cachée. Tel est le cas chez les Insectes, les Aranéides, les Myriapodes et de temps à autre chez les Crustacés.

2^o Quand la production cicatricielle est mince et élastique, elle est refoulée par l'ébauche du membre de remplacement qui s'en coiffe pour ainsi dire. Dans ce cas, le membre en voie de régénération est visible extérieurement, recouvert par une poche transparente. Il convient de dire qu'ici la nature de la production cicatricielle est toute spéciale. Elle est en effet constituée par la moitié supérieure de la membrane hémostatique demeurée en place après autotomie. Cette membrane, très extensible, n'est recouverte que par une mince pellicule de sang coagulé. Ce cas se présente constamment et uniquement chez les Crustacés décapodes brachyures, dans les régénérations après l'autotomie, possible pour tous les membres.

3^o Enfin, si la production cicatricielle, quoique très mince, n'est pas élastique et ne se laisse pas distendre sous la poussée du jeune

membre, ce dernier la traverse sans difficulté et croît ensuite librement. Ce cas se produit constamment dans les régénérations après autotomie chez les Crustacés décapodes autres que les Brachyures, qui possèdent une ou plusieurs paires de membres thoraciques sur lesquelles existe la soudure parfaite du basipodite et de l'ischiopodite, avec une membrane hémostatique, trop mince ou trop peu élastique, il est vrai, pour être refoulée sans déchirure par l'ébauche du membre de remplacement. C'est aussi le cas dans les régénérations après résections expérimentales en des points quelconques des membres de tout Crustacé, lorsque le sang, en se coagulant sur la plaie, ne forme qu'une pellicule mince et peu résistante. Mais si, en ce même point la résection avait, dans d'autres circonstances, été suivie de la formation d'un disque cicatriciel épais, le jeune membre aurait été forcé de croître caché sous ce disque. Cela revient à dire qu'il n'y a pas de règle fixe et que tout dépend simplement de l'épaisseur de la production cicatricielle. En résumé si, chez les Arthropodes autres que les Crustacés, le membre de remplacement en voie de formation demeure caché, on trouve, par contre, chez les Crustacés trois cas différents : le membre peut demeurer caché ; il peut croître complètement libre ; il peut se montrer extérieurement et être visible à travers une membrane qui le coiffe et à l'intérieur de laquelle il est replié.

V. — Les expériences que j'ai entreprises, sur les Orthoptères pentamères notamment, indiquent qu'il existe une relation entre la fréquence des mutilations et la puissance régénératrice.

VI. — Le problème de la régénération est si complexe, il offre des aspects tellement variés, qu'il serait impossible, en l'état actuel de nos connaissances, d'essayer d'édifier ou même d'ébaucher la moindre théorie.



INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

N.B. — Quand les dates appartiennent au 18^e siècle, elles sont indiquées par les deux derniers chiffres de leur millésime sans aucun signe. Pour les dates appartenant au 19^e siècle, les deux derniers chiffres du millésime sont précédés d'une apostrophe ('); enfin, pour celles qui appartiennent au siècle actuel, les deux derniers chiffres du millésime sont précédés de deux points (:).

- '90. ANDREWS, E.-A. — *Autotomy in the Crab* (The American Naturalist, XXIV, p. 138-142, 1890).
- :02. ANGLAS, J. — *Les Phénomènes des métamorphoses internes* (Collection « Scientia »), Paris, 1902.
- :04. ANGLAS, J. — *Les Tissus de remplacement* (Revue générale des Sciences, 1904, N^{os} 21-22).
- :00. APPELLOF. — *Biologie du Homard* (Mittheil. deutsch. Seefisch. Vereins, 1900).
- :04. ARIOLA. — *Rigenerazione naturale eteromorfica dell' oftalmopodite in Palinurus vulgaris* (Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 18, 248-52, 1904).
- '98. AZAM, J. — *Orthoptères rares ou nouveaux pour la France* (Bull. Soc. entom. France, 1898, N^o 67, p. 59).
- '92-98. BARFURTH, D. — *Regeneration und Evolution*. « Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte (série de revues annuelles sur la Régénération et la dégénérescence publiées de 1892 à 1898).
- '68. BATE, C.-SPENCE. — *Report of the Committee appointed to explore the marine fauna and flora of the south Coast of Devon* (British Assoc. Report, 1867-68, p. 283).
- '77. BATE, C.-SPENCE. — *On the present state of our Knowledge of the Crustacea* (Brit. Ass. Rep., 1877).
- '94. BATESON, W. — *Material for the Study of variation*, pp. 63 et 415, London 1894).
- '94. BERTKAU, PH. — *Über Begattungszeichen bei Spinnen* (Verh. Nat. Ver. Bonn, 51. Jahrg., Sitzber. Nat. Sect., p. 7, 1894).
- '45. BLACKWALL, J. — *Report on some Researches into the Structure, Functions, and Economy of the Araneida* (Brit. Ass. Report, 1845, pp. 69-75).
78. BODIER. — *Sur la reproduction des pattes des Crabes* (Obs. sur la Physique, etc. de Rozier, 1778, XI, p. 33).
- '97. BOLIVAR, I. — *La parthogenesis en los Orthopteros* (Actas de la Soc. española de Hist. nat., Madrid, 1897).

- 97a. BORDAGE, EDM. — *Phénomènes d'autotomie observés chez les nymphes de Monandroptera inuncans et de Raphiderus scabrosus* (C. R. Acad. Sc. Paris, t. 124, p. 210, 1897). — Traduction dans « Annals and Magazine of Natural history », vol. 20, pp. 473-75, 1897.
- 97b. BORDAGE, EDM. — *Phénomènes d'autotomie chez les Phasmides appartenant aux genres Monandroptera et Raphiderus* (C. R. Acad. Sc. Paris, t. 124, p. 378, 1897). Trad. dans « Annals and Magaz. of Nat. hist. », vol. 20, pp. 476-78, 1897.
- 97c. BORDAGE, EDM. — *Sur la régénération tétramérique du tarse des Phasmides* (C. R. Acad. Sc. Paris, t. 124, 1897, p. 1536). Trad. « Annals and Mag. of N. hist. », vol. 20 », pp. 507-10, 1897.
- 98a. BORDAGE, EDM. — *L'autotomie chez les Phasmides* (La Nature, 1^{er} Sem., 1898).
- 98b. BORDAGE, EDM. — *Régénération chez les Phasmides après résections expérimentales* (Annales Société entom. France, vol. 67, 1898).
- 98c. BORDAGE, EDM. — *Cas de régénération expliqué par la Loi de Lessona* (C. R. Société de Biologie, Paris, t. 5, 1898).
- 98d. BORDAGE, EDM. — *Sur les localisations des surfaces de régénération chez les Phasmides* (C. R. Soc. Biologie, Paris, t. 5, 1898). Traduction dans « Annals and Mag. of Nat. hist. », vol. 3, 1899.
- 98e. BORDAGE, EDM. — *Sur le mode probable de formation de la soudure fémoro-trochantérienne* (C. R. Soc. Biologie, Paris, t. 5, 1898). Trad. dans « Annals and Mag. of Nat. hist. », vol. 3, 1899.
- 99a. BORDAGE, EDM. — *Régénération des membres chez les Mantides et constance de la tétramérie* (C. R. Acad. Sc. Paris, t. 128, 1899). Trad. dans « Annals and Mag. of N. hist. », vol. 4, 1899.
- 99b. BORDAGE, EDM. — *Sur l'absence de régénération des membres postérieurs des Orthoptères sauteurs et ses causes probables* (C. R. Acad. Sc. Paris, t. 129, 1899). Trad. dans « Annals and Mag. of N. hist. », vol. 5, 1900.
- 99c. BORDAGE, EDM. — *Régénération tarsienne et régénération des membres des deux paires antérieures chez les Orthoptères sauteurs* (C. R. Acad. Sc. Paris, t. 129, 1899). Trad. dans « Annals and Mag. of Nat. hist. », vol. 5, 1900.
- 99d. BORDAGE, EDM. — *Sur le mode de croissance en spirale des appendices en voie de régénération chez certains Arthropodes* (C. R. Acad. Sc., t. 129, 1899). Trad. dans « Ann. and Mag. of N. hist. », 1900.
- 99e. BORDAGE, EDM. — *Sur un mode particulier de protection des appendices en voie de régénération chez les Arthropodes* (C. R. Acad. Sc. Paris, t. 129, 1899). Trad. dans « Annals and Mag. of Nat. hist. », vol. 5, 1900.
101. BORDAGE, EDM. — *Contribution à l'étude de la régénération chez les Arthropodes* (Bull. Soc. entom. France, n° 17, 1901).
99. BORDAGE, EDM. — *Étude sur la régénération chez les Crustacés décapodes* (Bull. Muséum hist. nat. Paris, 1899).
98. BORRADAILLE, L.-A. — *On some Crustaceans from the South Pacific*, Part. II, Macrura Anomala (Proceed. Zool. Soc., London, 1898, p. 457).
75. BRAUN, M. — *Über die histologischen Vorgänge bei der Häutung von Astacus fluviatilis* (Arb. zool. zoot. Institut Würzburg, Bd. II, 1875).

- '97. BRINDLEY, H.-H. — *On the regeneration of the legs in the Blattidæ* (P. Z. S. London, 1897, p. 903).
- '98. BRINDLEY, H.-H. — *On certain characters of reproduced appendages in Arthropoda particularly in the Blattidæ* (P. Z. S. London, 1898, p. 924).
- '38. BURMEISTER. — *Handbuch der Entomologie*, Band I, Berlin, 1838.
- '48. BRISOUT DE BARNEVILLE, L. — Ann. Soc. entom. France, 1848, Bull. p. XIX.
- '65. BRUNNER. — *Nouveau système des Blattaires*, Vienne, 1865.
- '04. BRUES. — *The internal factors of regeneration in Alpheus* (Biol. Bull., vol. 6, pp. 319-20, 1904).
- '87. BROOK, G. — *Notes on the reproduction of lost parts in the Lobster (Homarus vulgaris)* (Proceed. Roy. Phys. soc. of Edinburgh, 1887, p. 370).
- '99. CARNOT, P. — *Les régénérations d'organes*, Paris, 1899.
- '72. CHANTRAN, S. — *Observations sur l'histoire naturelle des Écrevisses* (Journal Anat. et Phys., 1872, p. 236).
71. CHANTRAN, S. — *Nouvelles observations sur le développement des Écrevisses* (C. R. Acad. Sc. Paris, t. 73, p. 220, 1871).
- '03. CHILD et YOUNG. — *The regeneration of appendages in the Agrionidæ* (Archiv. für Entwickelungsm., Bd. XV, 1903).
- '90. CONTEJEAN, CH. — *Sur l'autotomie chez la Sauterelle et le Lézard* (C. R. Acad. Sc. Paris, t. CXI, pp. 611-14, 1890).
- '61. COQUEREL, CH. — *Orthoptères de Bourbon et de Madagascar* (Annales Soc. entom. France, 1861, série 4, p. 195).
- '37. COUCH, J. — *Observations on some circumstances in the process of exuviation in Shrimps and Lobsters* (Mag. of Zool. and Bot., 1837).
- '38. COUCH, J. — *Bemerkung über den Häutungsprozess des Krebse und Krabben* (Archiv. f. Naturgesch., IV, pp. 337-41, 1838).
- '43. COUCH, J. — *On the process of exuviation and growth in Crabs and Lobsters* (Trans. Cornwall Polytech. Society, 1843).
- '98. COUTIÈRE, H. — *Notes sur quelques cas de régénération hypotypique chez Alpheus* (Bull. Soc. entom. France, 1898, n° 2).
- '94. DAHL. — *Beiträge z. Kenntniss des Baues und der Funktion des Insektenbeine*, Berlin, 1894).
- '54. DARWIN, CH. — *Monograph of the Cirripedia*, 1854, p. 158.
- '03. DASTRE. — *La mutilation spontanée chez les animaux* (Revue des deux mondes, 1^{er} janv. 1903, pp. 217-228).
40. DE GEER, C. — Act. Soc. Reg. Sci. Upsala, 1740, p. 64.
- '03. DELAGE, Y. — *L'Hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*, Paris, 1903.
- '93. DELLA VALLE, A. — *Gammarini del Golfo di Napoli*, Berlin, 1893, pp. 292-93.
- '97. DEMOOR, MASSART et VANDERVELDE. — *L'évolution régressive en biologie et en sociologie*, p. 34, Paris, 1897.
- '91. DEMOOR. — *Etude sur les manifestations motrices des Crustacés* (Arch. de zool. exp., 1891, pp. 191-217).
- '85. DEWITZ. — *Ueber das Abwerfen der Scheren des Flusskrebse* (Biol. Zentralblatt, Bd. IV, 1885).

- '81. DOHRN. — *Die Pantopoden des Golfes von Neapel*, Leipzig, 1881, pp. 80-82).
- '95. DOUGLAS, J.-W. — *On some peculiarities in the development of Hemiptera* (Ent. Monthly Mag., 1865, 1866, 1876, 1895).
- '91. DREYFUS, L. — *Zum Kapitel der Häutungen* (Zool. Anz., 1891).
- '76. DURIEU, A. — *Notes sur quelques Orthoptères* (Petites nouvelles entomologiques, 1876, n° 158).
- '99. EMERY, C. — *Compendio di Zoologia*, p. 83, 1899.
- '47. FORTNUM. — *Transactions Entom. Soc.* (London, 1845-47).
- '94. FIELD, H.-H., et MARTIN, J. — *Contributions à la technique microtomique* (Bull. Soc. Zool. France, vol. 19, 1894).
- '82. FRÉDÉRICQ, L. — *Amputation des pattes par mouvement réflexe chez le Crabe* (Archives de Biologie, III, 1882).
- '83. FRÉDÉRICQ, L. — *Sur l'autotomie ou mutilation par voie réflexe comme moyen de défense chez les animaux* (Archives de Zool. expérim., t. I, 2^e série, 1883).
- '86. FRÉDÉRICQ, L. — *Les mutilations spontanées ou l'autotomie* (Revue scientifique, Paris, t. 12, 1886).
- '88. FRÉDÉRICQ, L. — *L'Autotomie ou la mutilation active* (Travaux du Laboratoire de Léon Frédéricq, t. 2, 1887-88).
- '89. FRÉDÉRICQ, L. — *La lutte pour l'existence chez les animaux marins*, 1 vol. in-8°, Paris, 1889.
- '92a. FRÉDÉRICQ, L. — *Nouvelles recherches sur l'autotomie chez le Crabe* (Trav. Lab. L. Frédéricq, t. 4, 1891-92).
- '92b. FRÉDÉRICQ, L. — *Ueber Autotomie* (Trav. Lab. L. Frédéricq, t. 4, 1891-92).
- '93. FRÉDÉRICQ, L. — *L'Autotomie ou la mutilation active dans le règne animal* (Bull. Acad. Royale de Belgique, 3^e série, t. 26, 1893).
- '95. FRÉDÉRICQ, L. — *Autotomie* (Dictionnaire de Physiologie par Charles Richet, Paris, 1895).
- '85. FRENZEL, J. — *Ueber die Selbstverstümmelung der Thiere* (Arch. f. Physiol., 1885, Bd. 50, p. 191).
- '90. GADEAU DE KERVILLE. — *Expériences tératogéniques sur différentes espèces d'insectes* (Le Naturaliste, p. 115. 1890).
- '95. GARBOWSKI, H. — *Aberrations in the structure of appendages in the Coleoptera* (The Entomologist, avril 1895).
- '92a. GAUBERT, P. — *Sur l'autotomie chez les Araignées* (Bull. Soc. philom., Paris, 1892).
- '92b. GAUBERT, P. — *Autotomie chez les Pycnogonides* (Bull. Soc. Zool. France, t. 17, 1892).
- 64. GEOFFROY. — *Histoire abrégée des Insectes*, 1764, p. 379.
- '87. GIARD, A. — *L'Autotomie dans la série animale* (Revue scientifique, t. 13, 1887, pp. 629-30).
- '97. GIARD, A. — *Sur les régénérations hypotypiques* (C. R. hebdom. Soc. Biologie, t. 4, Séance du 27 mars 1897, pp. 316-17).
- '04. GLASER. — *Autotomy, regeneration and natural selection* (Science, N. S. vol. 20, pp. 149-53, 1904).

- '01. GODELMANN, R. — *Beitrag zur Kenntniss von Bacillus Rossii mit besonderer Berücksichtigung der Autotomie und Regeneration* (Arch. f. Entwicklungsmech., 1901).
- '94. GONIN, J. — *Recherches sur la métamorphose des Lépidoptères* (Bull. de la Soc. vaudoise des Sc. nat., 1894).
- '44. GOODSIR, H.-D.-S. — *On the reproduction of lost parts in the Crustacea* (British Ass. Report, 1844).
- '67. GRABER, V. — *Zur Entwicklungsgeschichte und Reproductionsfähigkeit der Orthopteren* (Sitz. Akad. Wiss. Wien, 1867).
- '74. GRABER, V. — *Ueber eine Art fibrillöiden Bindegewebes der Insektenhaut und seine locale Bedeutung als Tracheensusensorium* (Arch. f. Mikr. Anat., Bd. 10, 1874).
- '37. GRAY, G.-R. — *Description of some singularly formed Orthopterous Insects* (Synopsis of the Phasmide in the British Museum, 1837, p. 19).
- '96a. GRIFFINI, A. — *Di un Pristes tuberosus anomalo* (Boll. de Musei d. Zool. e Anat. Torino, vol. XI, n° 234, 1896).
- '96b. GRIFFINI, A. — *Di due Acrididi anomali* (Boll. de Musei de Zool. e Anat. Torino, XI, n° 256, 1896).
- '98. GRIFFINI, A. — *Descrizione d'una nuova Pseudofillide del Perù e osservazioni sopra una anomalia del tipo di questa specie* (Boll. de Mus. Zool. e Anat. Torino, XIII, n° 328, 1898).
- '04. GUILDING, LANSDOWN. — *Linnean Transactions*, 1804.
- '23. GUILDING, LANSDOWN. — *Description of the Phasma cornutum* (Trans. Linn. Soc. London, vol. XIV, 1823).
- '60. GUYON, G. — *Crustacea casting off their legs* (Zoologist, vol. 18, 1860).
- '85. HADFIELD, W. — *Loss of limbs in Stalk eyed Crustacea* (Zoologist, IX, 1885).
- '86. HALLEZ, P. — *Un mot d'histoire à propos de l'amputation réflexe des pattes chez les Crustacés* (Bull. Scient. Nord, 1886).
- '87. HALLEZ, P. — *L'amputation spontanée des pattes chez les Crustacés* (Revue scientif., 1887).
- '99. HALLEZ, P. — *Régénération et hétéromorphose* (Revue scientif., t. 12, 1899).
- '29a. HEINEKEN, C. — *On the reproduction of Members in Spiders and insects* (Zool. Journal, 1829, IV, p. 284).
- '29b. HEINEKEN, C. — *Experiments and observations on the Casting off and reproduction of the legs in Crabs and Spiders* (Zool. Journal, 1829, IV, p. 422).
- '66. HELLMANN. — *Einige Mittheilungen über Leben und Zucht der Phasma gigas* (Zool. Garten, VII Jahrg., n° 8, 1866).
- '88. HENKING, H. — *Biologische Beobachtungen an Phalangiden* (Zool. Jahrbuch., 3 Bd., p. 319, 1888).
- '96a. HERBST, C. — *Über regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen* (Arch. f. Entwicklungsmechanik, 1895-96; 1^{re} communication).
- '96b. HERBST, C. — *Même titre*. 2^e Communication (Vierteljahrsschr. d. Naturforsch. Ges. Zürich, 1896).

- '99. HERBST, C. — *Même titre*. 3^e et 4^e Communications (Arch. f. Entwicklungsmechanik, IX, 1899).
- :01. HERBST, C. — *Même sujet*. 5^e Communication (Arch. f. Entwicklungsmach., 1901).
- '90a. KUNCKEL D'HERCULAIS, J. — *Mécanisme physiologique de l'éclosion, des mues et de la métamorphose chez les Acridides* (C. R. Acad. Sc. Paris, t. CX, 1890).
- '90b. KUNCKEL D'HERCULAIS, J. — *Du rôle de l'air dans le mécanisme physiologique de l'éclosion, des mues et de la métamorphose chez les Acridides* (C. R. Acad. Sc. Paris, t. CX, 1890).
- '95. HERRICK, F.-H. — *The American Lobster* (Bull. U. S. Fish. Commission, vol. 18, 1895).
- :04. HIRSCHLER, J. — *Regeneration studien an Lepidopterenpuppen* (Anat. Anzeiger, 1903-1904).
- '97. HEYMONS. — *Ueber Organisation und Entwicklung von Bacillus Rossii* (Sitzberich. d. Kgl. Akad. d. Wiss. Berlin, 1897).
- '93. HOFER, B. — *Eine Abnormität beim Krebs* (Allg. Fisch. München, 1893).
- '94. HOFER, B. — *Ein Krebs mit einer Extremität statt eines Stielauges*, München, 1894.
- '82. HOWES, G.-B. — *On the reproduction of the « feeler » of the Lobster's Antenna* (Journ. Anat. and. Phys., 1882).
- :02. HUBNER, O. — *Neue Versuche a. d. Geb. de Regeneration* (Diss. Freiburg i/B, Iena, 1902).
- '21. HUMMEL. — *Quelques observations sur la Blatte germanique*, St-Petersbourg, 1821).
- '81. HUXLEY, T.-H. — *The Crayfish*, 1881, p. 38.
- '97. KLEIN. — *Regeneration, Transplantation und Autotomie im Thierreich* (Fauna, Luxembourg, 5-7, 1895-97).
- '98. KÖHLER, R. — *Revue annuelle de Zoologie* (Revue générale des Sciences pures et appliquées, 30 avril 1898).
- '98. KRAUSE, ERNST. — *Selbstverstümmelung bei den Gespenstheuschrecken (Phasmiden)* (Prometheus, 9 Jahrg. 1898).
- '98. KRAUSS, H. — *Selbstverstümmelungen bei den Heuschrecken* (Prometheus, IX, 1898).
- '32. LATREILLE. — *Organisation extérieure et comparée des Insectes de l'ordre des Thysanours* (Nouvelles annales du Muséum d'Hist. Nat., 1832, I, p. 186).
- '50. LECLERC. — *Découverte du Phasma Rossii* (Bulletin de la Société linnéenne de Normandie, vol. 30, 1850).
- '12. LEPELLETIER, M. — *Extrait d'un mémoire sur les Araignées* (Nouv. Bull. Sciences Soc. Philomathique Paris, 1812).
- '69. LESSONA, M. — *Sulla riproduzione delle parti in molti animali* (Atti d. Riunione straord. Soc. ital. Scien. Vicenza [1868], 1869, p. 121).
- '93. LINDEN, M. VON. — *Die Selbstverstümmelung bei Phryganeidenlarven* (Biol. Centralbl., Bd. 13, 1893).
- '78. LLOYD, W.-A. — *Haüten des Hummers* (The Field, 1878).

- '95. LOEB, J. — *Ueber die Regeneration des Rumpfes bei Pantopoden* (Arch. f. Entwicklungsmech., 1895).
- '95. LOWNE. — *The Blow-Fly*, 2 vols., London, 1890-95.
- '64. LUBBOCK, J. — *On the development of Chloëon dimidiatum* (Trans. Linn. Soc., 1864, p. 61 ; 1866, p. 447).
- '70. LUBBOCK, J. — *Notes on the Thysanura*, IV (Trans. Linn. Soc., 1870).
- '73. LUBBOCK, J. — *Monograph of the Collembola and Thysanura*, pp. 58-63, 1873.
- '64. LUCAS, H. — *Quelques remarques sur les mues de diverses Aranéides* (Annales Soc. entom. France, 1864, t. 4, p. 721).
- '83. MAC COOK, H.-C. — *Restoration of limbs in Tarantula* (Proceed. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, 1883).
- '26. MAC GULLOCH. — *On the means by which the Crabs throw off their Claws* (Quarterly Journ. of Sci. Royal Inst., 1826).
- '82. MAYER, P. — *Die Caprelliden des Golfes von Neapel* (Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Monographie 6, Leipzig, 1882, pp. 176 et 182).
- '79. MÉLISSE. — *Annales de la Soc. entom. de Belgique*, 1879.
- '63. MILNE-EDWARDS, H. — *Leçons sur la Physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux*, 1863, t. VIII, p. 299 et seq.
- '64. MILNE-EDWARDS, H. — *Sur un cas de transformation du pédoncule oculaire en une antenne chez une Langouste* (C. R. Acad. Sc. Paris, 1864, LIX, p. 710).
- '52. MONTROUZIER. — *Essai sur la faune de l'île de Woodlark* (Annales des Sciences phys. et nat. de la Société d'Agriculture de Lyon, 1851-52).
98. MORGAN, T.-H. — *Regeneration and liability to injury* (Zool. Bulletin, I, 1898).
- :00. MORGAN, T.-H. — *Further Experiments on the regeneration of the appendages of the hermit-crab* (Anat. Anz., 1900).
- :01. MORGAN, T.-H. — *Regeneration* (Columbia University Biological Series, VII, 1901).
- :02. MORGAN, T.-H. — *Regeneration of the appendages of the hermit-crab and Crayfish* (Anat. Anzeiger, 1902).
- :04. MORGAN, T.-H. — *Regeneration in the egg, embryo and adult* (The American Naturalist, 1901).
- '98. MÜLLER, G.-W. — *Ein Fall von Selbstverstümmelung bei einem Ostracoden* (Philomedes brenda) (Mith. Nat. Ver. Greifswald, 1898).
- '81. MUELLER, FRITZ. — *Hæckel's biogenetische Grundgesetz bei der Neubildung verlorener Glieder* (Kosmos, Bd. 8, 1880-81).
- '44. NEWPORT, G. — *On the reproduction of lost Parts in Myriapoda and Insecta* (Philos. Transactions, 1844).
- '47. NEWPORT, G. — *On the reproduction of lost Parts in the Articulata* (Magaz. of Nat. hist., 1847).
- '86. OLL., D. — *L'autotomie et les amputations spontanées* (Revue scientif. Paris, 1886, tome XII).
- '97. PACKARD, A.-S. — *The number of moults in Insects* (Psyche, vol. 8, 1897).
- '62. PAGENSTECHER. — *Haftung des Gespenstheuschrecken*, Heidelberg, 1862.

- '86. PARIZE, P. — *L'amputation réflexe des pattes des Crustacés* (Revue scientifique, 1886, XI, p. 379).
- '98. PANTEL, J. — *Le Trixion Halidayanum. Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires* (La Cellule, t. XV, 1898).
- '38. PERCHERON et GUÉRIN. — *Genera des Insectes. Orthoptères*, 1835-38, pl. 5.
- '96. PEYERIMHOFF, P. DE. — *Notes sur l'atrophie des membres chez les Orthoptères* (Miscellanea entomologica, 1896).
- '97. PEYERIMHOFF, P. DE. — *Sur la Régénération* (Miscel. entomologica, 1897).
- :02. PRZIBRAM, A. — *Beobachtungen über Adriatische Hummer (Regeneration)* (Zool. Anz., 1902).
- '96. PRZIBRAM, H. — *Regeneration bei der niederen Crustaceen* (Zool. Anzeiger, 1896, n° 514).
- '99. PRZIBRAM, H. — *Die Regeneration bei den Crustaceen* (Arb. Zool. Inst. Wien, 1899).
- :00. PRZIBRAM, H. — *Experimentelle Studien über Regeneration* (Biol. Centralb., Bd. XX, 1900).
- :01. PRZIBRAM, H. — *Experimentelle Studien über Regeneration* (Arch. f. Entw. mech., Bd. 11, 1901). Voir aussi le mémoire du même auteur intitulé *Regeneration*, Wiesbaden, 1902).
- '76. PUTNAM, F.-W. — *On some of the habits of the blind Crayfish (Cambarus pellucidus) and the reproduction of lost parts* (Proceed. Boston Nat. hist. Soc., 1876).
- '90. RATH, O. VOM. — *Ueber die Fortpflanzung der Diplopoden* (Ber. Nat. Ges. Freiburg, 5 Bd., p. 1, 1890).
12. RÉAUMUR, A. DE. — *Sur les diverses reproductions qui se font dans les Écrevisses, les Crabes, etc.* (Mém. Acad. Sc. Paris, 1712).
18. RÉAUMUR, A. DE. — *Observations sur la mue des Écrevisses* (Mém. Acad. Sc. Paris, 1718, p. 263).
34. RÉAUMUR, A. DE. — *Mémoires sur les Insectes*, I, p. 365, 1734).
42. RÉAUMUR, A. DE. — *Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes*, t. VI, Paris, 1742.
10. RÉAUMUR, A. DE. — *Observations sur les reproductions* (Mém. de l'Acad. Sc. Paris, 1710, p. 406, pl. 10).
- :04. REED, MARGARET. — *Regeneration of the first leg of the Crayfish* (Archiv. f. Entwicklungsmech., Bd. 12, 1904).
- :02. RIGGENBACH, E. — *Die Selbstverstümmelung der Thiere* (Ergebnisse d. Anat. und Entwicklungsgech., Bd. 12, 1902).
55. RÜSEL VON ROSENHOF. — *Insektenbelustigung*, t. III, 1755.
- '98. SCHLÜTZ, E. — *Ueber Regeneration von Spinnenfüßen* (Travaux Soc. Natural. St-Petersbourg, vol. 29, 1898).
- :02. SCHÜLTZ, E. — *Ueber das Verhältniss der Regénération zur Embryonalentwicklung und Knospung* (Biologisches Centralblatt, XXII, 1902).
98. SCHRÖDER, G. — *Reproductionsfähigkeit mancher Organismen* (Illustrierte Zeitschrift f. Entomologie, Bd. 3, p. 14, 1898).
- '69. SCUDDER, S. — *Proceed. Boston Nat. hist. Soc.*, 1869.

- '39. SERVILLE, A. — *Histoire naturelle des Insectes Orthoptères* (Suites à Buffon, 1839).
 98. SHARP, D. — *Account of the Phasmidæ, with notes on the eggs* (Zoolog. Results based on material from New-Britain, New Guinea, etc., by A. Willey, 1898, part. I).
 - :01. SINÉTY, R. DE. — *Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes*. — Thèse de la Fac. des Sc. de Paris (La Cellule, 1901).
 - '99. SPENCER, HERBERT. — *Principles of Biology* (édition anglaise la plus récente, 1899) vol. I, pp. 219-22, 360-61; vol. II, pp. 102 et 612.
 - :01. STAHR, H. — *Ueber das Alter der beiden Chelæ von Homarus vulgaris* Arch. f. Entwmech., XII, 1901).
 - :03. THOMSON, ARTHUR. — *Regeneration of lost parts in animals* (Transactions scottish Nat. hist. Soc., 1903, vol II, Part. I).
 - :01. TORNIER, G. — *Bein- und Fühlerregeneration bei Käfern und ihre Begleiterscheinungen* (Zool. Anzeiger, Bd. 28, N^{os} 655-56, 1901).
 - '00. TORNIER, G. — *Das Entstehen von Käfermissbildungen Hyperantennie und Hypermelie* (Arch. f. Entwmech., IX, 1899-1900).
 - :77. TRAVIS. — *Letter dated Scarborough, 25 oct. 1768* (art. Lobsters). (British Zoology, vol. IV, p. 10. London, 1777).
 - '98. UZEL, H. — *Studien über die Entwicklung d. Apterygoten Insekten*, Berlin, 1898.
 - '86. VARGNY, H. DE. — *L'amputation réflexe des pattes chez les Crustacé* (Revue scient., XI, 1886).
 - :02. VOSSELER, J. — *Beiträge zur Faunistik und Biologie der Orthopteren Algeriens und Tunesiens* (Zool. Jahrb., 1902).
 - '87. WAGNER, W. — *Régénération des organes perdus chez les Araignées* (Bull. Soc. Imp. des Natural., Moscou, 1887).
 - '88. WAGNER, W. — *La mue des Araignées* (Ann. Sciences nat., série 7, Zoologie, VI, 1888).
 - '91. WATSON, J. — *On the Re-development of lost limbs in the Insecta* (The Entomologist, 1891).
 - '92. WEISMANN, A. — *Das Keimplasma*, 1892, p. 208.
 - '99. WEISMANN, A. — *Thatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration*, Iena, 1899, (Anat. Anzeiger, 1899).
 - :04. WEISMANN, A. — *Vorträge über Descendenztheorie*, vol. 2, pp. 1-42, Iena, Fischer, 1904.
 - '59. WESTWOOD, J.-O. — *Catalogue of Orthopterous Insects in the British Museum*, I, Phasmidæ, 1859.
 - '92. WERNER, F. — *Selbstverstümmelung bei Heuschrecken* (Zoologischer Anzeiger, 1892).
 - :00. WILLIAMSON. — *Regeneration in the Crab* (18th annual Report Fish. Board Scotland, part. 3, 1900).
 - '96. WIRÉN, A. — *Ueber Selbstverstümmelung bei Carcinus mænas* (Festkrift. för Lilljeborg, Upsala, 1896).
-

TABLE DES MATIÈRES.

	Pages.
<i>INTRODUCTION</i>	307
<i>HISTORIQUE</i>	312
<i>CHAPITRE I.</i> — Phénomènes d'Autotomie.....	316
<i>CHAPITRE II.</i> — Régénération après Autotomie.....	334
<i>CHAPITRE III.</i> — Régénération après Résections expérimentales.....	366
<i>CHAPITRE IV.</i> — Phénomènes histologiques de la Régénération.....	385
<i>CHAPITRE V.</i> — Sur l'existence d'une relation entre la fréquence des mutilations et la puissance régénératrice.....	404
<i>CHAPITRE VI.</i> — Sur quelques faits physiologiques observés pendant le processus de la Régénération.....	431
<i>RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS</i>	442
<i>INDEX BIBLIOGRAPHIQUE</i>	445





LES TENDANCES ACTUELLES

DE

LA MORPHOLOGIE

ET SES RAPPORTS AVEC LES AUTRES SCIENCES

PAR

ALFRED GIARD (1).

Il y a près de quarante ans, à l'occasion d'une grande manifestation internationale de la pensée humaine telle que celle où nous sommes conviés en ce moment, dans son *Rapport sur le progrès de la physiologie* (2) publié lors de l'Exposition universelle de Paris en 1867, l'illustre CLAUDE BERNARD s'efforçait de démontrer que les sciences doivent se diviser en deux catégories : l'une comprenant l'Astronomie et les Sciences naturelles, sciences de *contemplation et d'observation* qui ne peuvent aboutir qu'à la prévision des faits, l'autre dans laquelle il rangeait la Physique, la Chimie et la Physiologie qui seules, disait-il, sont des sciences *explicatives, actives et conquérantes de la nature*.

Cette espèce de contraste, établi entre les sciences de la nature dont nous subissons passivement les lois et celles où intervient l'activité de l'homme, est l'expression renouvelée mais considérablement améliorée de l'opinion des philosophes du XVII^e siècle,

(1) Conférence faite au Congrès des Sciences et Arts de l'Exposition universelle de Saint-Louis (U. S. A.), le 21 septembre 1904.

(2) CL. BERNARD. Rapports sur le progrès de la Physiologie générale en France, 1867, p. 132; et *Revue des cours scientifiques*, 1869, p. 135 et *passim*.

THOMAS HOBBS en particulier, qui dans son livre le *Leviathan* s'exprimait en ces termes :

« Le registre de la connaissance des faits s'appelle l'histoire et se divise en deux parties : 1^o l'histoire naturelle qui a pour objet les faits ou phénomènes de la nature *sur lesquels la volonté de l'homme n'a point prise*, comme, par exemple, l'histoire des métaux, celle des plantes, des animaux ou des contrées, etc. ; 2^o l'histoire politique qui expose les actes volontaires des hommes organisés en cités. »

En concédant aux sciences de la nature la capacité de prévoir les faits, CLAUDE BERNARD leur faisait, du moins en apparence une part assez large, car ce qui constitue l'essence même d'une science c'est, comme l'avait déjà reconnu LOCKE, la prévision de l'avenir, et l'on ne peut que répéter avec W. OSTWALD : « *the greatest leaders of man have been those who saw most clearly into the future* (1). »

Mais si l'on cherche à mieux pénétrer la pensée du grand physiologiste français, on reconnaît bientôt que le rôle d'observateurs contemplatifs attribué par lui aux savants morphologistes est des plus modestes, en comparaison de celui bien plus élevé qu'il entend réserver aux sciences dites expérimentales ou conquérantes de la nature.

C'est à celles-ci qu'il appartient à la fois de prévoir à volonté les événements et de les créer au besoin :

Car l'observateur considère les phénomènes dans la condition où la nature les lui offre ; l'expérimentateur les fait apparaître dans les conditions dont il est le maître. Le naturaliste est un descripteur, le physiologiste est un créateur.

Discutable à l'époque où elle fut émise et bientôt discutée en effet par des hommes de grande valeur, la division des sciences proposée par CLAUDE BERNARD ne pouvait résister bien longtemps au progrès des idées, si rapide à la fin du XIX^e siècle.

Elle reposait en grande partie sur un malentendu dans la conception du mot expérience, auquel il convient de donner, comme nous le verrons plus loin, une signification moins étroite que ne le faisait l'école de MAGENDIE et que ne le font encore aujourd'hui certains physiologistes.

(1) WILHELM OSTWALD. The relation of Biology and the neighboring sciences, (*University of California Publications: Physiology*, vol. I, p. 15, oct. 1903).

D'ailleurs à ceux qui voudraient voir dans ce débat autre chose qu'une question de mots et un déplacement d'étiquettes, il serait facile de répondre aussitôt par l'histoire des conquêtes dues aux études morphologiques depuis le milieu du siècle dernier.

Dans le domaine si neuf et si peu connu de la cytologie en particulier ne peut-on pas dire que tout ce que nous savons relativement à la question fondamentale de la division cellulaire est le fruit des efforts des morphologistes, que les procédés employés par les histologistes, pour élucider le problème de la division cellulaire dépassent de beaucoup l'observation simple, et qu'ils ont exigé autant de persévérante ingéniosité, autant d'habileté technique et de connaissances accessoires que n'importe quelle expérience de physiologie pure.

Le triomphe des doctrines de LAMARCK et de DARWIN, le magnifique mouvement des esprits provoqué dès 1859 par la publication de *l'Origine des espèces*, les controverses de toutes sortes soulevées par la théorie de la descendance modifiée devaient bientôt bouleverser les vues des naturalistes et assigner une signification nouvelle aux recherches de morphologie comme aux travaux ressortissant aux autres branches de la Biologie.

L'histoire naturelle pouvait aspirer à son tour au titre de science explicative et conquérante de la nature. Et si cette transformation de l'opinion ne s'est pas opérée plus promptement et d'une façon plus simultanée dans tous les pays de haute culture scientifique, la faute en est pour une bonne part aux naturalistes eux-mêmes, à leur opiniâtreté à conserver les anciens dogmes, à leur défiance à l'égard d'idées géniales dont les auteurs ont été d'adord méconnus dans leurs pays d'origine.

Tant que les biologistes s'obstinaient à soutenir à la suite de CUVIER et de R. OWEN que les espèces végétales ou animales sont immuables et que le but suprême de la science est la classification, il est évident que l'histoire des êtres vivants ne pouvait être que la description aussi exacte que possible de leur forme extérieure et de leur structure interne à l'état adulte et à l'état larvaire, la comparaison de ces formes et de ces structures, l'étude des mœurs, c'est-à-dire les rapports des organismes entre eux et avec les milieux ambiants, la répartition de ces organismes à la surface du globe considérée comme le résultat du caprice ou de l'intelligence d'un créateur omnipotent. En dehors de ses applications pratiques (utili-

sation par l'homme des produits animaux ou végétaux) l'histoire naturelle pouvait encore donner des jouissances analogues à celles que nous éprouvons à la vue d'un objet d'art, mais d'un art dont la technique nous échappait et dont les procédés demeuraient pour nous une énigme indéchiffrable (1).

Mais le point de vue changeait du tout au tout, si au lieu de considérer la création à l'état statique comme un ensemble désormais immuable, on l'envisageait au point de vue dynamique, si on étudiait non plus la *natura naturata*, mais la *natura naturans*, en cherchant à découvrir les liens de filiation des êtres vivants et à démêler les processus compliqués par lesquels les formes et les organismes se déterminent et se rattachent les uns aux autres ; si on cessait d'admirer dévotement les harmonies des animaux et des végétaux soit entre eux, soit avec le milieu qui les environne, et de s'en tenir au finalisme enfantin dont BERNARDIN DE SAINT-PIERRE nous a donné la plus parfaite expression, si, en un mot, on abandonnait la méthode anthropocentrique pour chercher à expliquer comment ces harmonies se sont graduellement établies ou modifiées à mesure que s'établissaient ou se modifiaient les conditions de milieu dans lesquelles elles s'étaient réalisées.

Aussi dès 1877, au Congrès des médecins et naturalistes allemands réuni cette année à Munich, un des premiers et des plus ardents protagonistes de la doctrine darwinienne, ERNEST HAECKEL, pouvait-il proclamer justement :

« Par la théorie de la descendance, la biologie en général, et spécialement la zoologie et la botanique systématiques, s'élèvent véritablement au *rang d'Histoire naturelle*, titre d'honneur qu'elles portent depuis longtemps mais qu'elles ne méritent que de nos jours. Si ces mêmes sciences sont encore bien des fois désignées, et cela même officiellement, comme sciences naturelles *descriptives* par opposition aux sciences *explicatives*, cela prouve quelle fausse idée l'on s'est faite jusqu'à présent de leur véritable portée. Depuis que le système naturel des organismes est regardé comme l'expression de leur arbre généalogique, la

(1) En maintes circonstances je me suis efforcé de montrer combien la réputation de CUVIER, comme zoologiste, a été surfaite et quelle part revenait à ses contemporains ou à ses devanciers dans des découvertes qui lui ont souvent été attribuées par les vulgarisateurs. Par une réserve très compréhensible je m'étais abstenu de juger son œuvre géologique, mais un savant très autorisé, L. DE LAUNAY, a cité récemment le fameux *discours sur les révolutions du globe* (1822) comme un livre où semblent réunies autant d'erreurs que peut en dire un homme de génie parlant de ce qui échappe à sa tournure d'esprit. (L. DE LAUNAY, La science géologique, 1905, p. 73, note 4).

systématique, si sèche dans ses descriptions, fait place à l'histoire plus vivante de la généalogie des classes et des espèces (1) ».

Une conséquence plus importante encore découlait de ces conceptions nouvelles. La théorie de la descendance introduisait dans les sciences biologiques une unité de vues, une communauté de but, qui établissaient entre elles les liens les plus étroits de dépendances mutuelle et supprimait toute vaine question de suprématie ou de préséance. Quelles que fussent en effet les méthodes employées, déduction ou induction, observation ou expérience, l'Anatomie, la Physiologie, l'Ethnologie, la Géonémie, la Systématique, la Paléontologie, toutes ces parties d'un ensemble désormais indivisible devaient tendre à la réalisation d'un même programme : retracer d'une façon aussi exacte et aussi complète que possible l'histoire des manifestations de la vie sur notre planète, en laissant aux métaphysiciens et aux poètes le soin d'en chercher les origines premières ou d'en célébrer les finalités.

Un coup d'œil rapide nous permettra d'apprécier quels résultats ont déjà été obtenus par ce concours d'efforts convergents et quelles espérances nous pouvons concevoir pour l'avenir, quand, étendant ses frontières, la Biologie bénéficiera des progrès de sciences avec lesquelles elle n'a eu jusqu'à présent que des rapports trop lointains. Ainsi tandis que les branches antiques de la Morphologie rajeunies et vivifiées se couvriront d'une frondaison nouvelle, nous verrons apparaître et se développer autour d'elle de nouveaux rameaux gonflés d'une sève généreuse et puissante : la Cytologie, la Promorphologie, la Tectologie, la Morphologie expérimentale (ou création des formes par l'action des facteurs primaires), la Génésiologie, la Biométrie, etc.

Mais le fait même de l'étroite dépendance de ces diverses parties de la science, leurs interférences réciproques, l'intrication des causes qui ont présidé à leur naissance et à leur évolution rendront fréquemment cet exposé difficile et parfois peut-être obscur.

Qu'il me soit permis de m'en excuser d'avance et de réclamer toute l'indulgence de mes auditeurs si je n'ai pu toujours réussir à trouver le *lucidus ordo* que réclamait le poète latin. Qu'on veuille

(1) E. HAECKEL. La théorie de l'évolution dans ses rapports avec la philosophie naturelle. *Congrès des naturalistes allemands à Munich* (*Revue Scientifique*, 8 déc. 1877, p. 53).

bien m'excuser aussi d'avoir donné souvent une forme tranchante et aphoristique à des propositions dont l'évidence n'est peut-être pas suffisante pour tous. Une démonstration plus complète eût entraîné des longueurs que j'ai tenu à éviter. Ma conviction, trop nettement et peut-être trop fortement exprimée, est basée en tout cas sur de mûres réflexions et sur l'expérience de longues années d'étude.

Certes le changement d'orientation introduit dans les sciences naturelles par la théorie transformiste n'enlève rien à la valeur positive des résultats acquis antérieurement par la méthode purement descriptive, et nous n'avons pas à faire fi des matériaux lentement accumulés par nos prédécesseurs. Nous pouvons continuer à proclamer, d'accord en ce point avec CUVIER :

« La détermination précise des espèces et de leurs caractères distinctifs fait la première base sur laquelle toutes les recherches de l'histoire naturelle doivent être fondées ; les observations les plus curieuses, les vues les plus nouvelles perdent presque tout leur mérite quand elles sont dépourvues de cet appui ; et malgré l'aridité de ce genre de travail, c'est par là que doivent commencer tous ceux qui se proposent d'arriver à des résultats solides (1).

Un grand nombre de naturalistes adonnés à l'étude de la morphologie systématique ont accueilli avec méfiance l'idée de la variabilité des espèces pensant que cette idée minait les principes sur lesquels reposait leur science de prédilection. Les événements n'ont pas tardé à prouver combien ces craintes étaient chimériques. Pour démontrer scientifiquement la réalité des variations souvent très légères à leur début, il était nécessaire en effet de préciser plus qu'on ne l'avait fait jusqu'alors et de pousser parfois jusqu'à la minutie les descriptions des formes en discussion. La conservation des types dans les collections et les musées, leur représentation graphique et leur comparaison attentive avec les espèces voisines s'imposaient de plus en plus, et, certainement, les progrès de l'histoire naturelle systématique ont été fortement stimulés par les contestations des partisans et des adversaires de la théorie de la descendance.

La recherche des formes nouvelles, la poursuite des types de transition, des aberrations, des variétés locales n'ont plus pour but unique aujourd'hui la satisfaction d'un sentiment de vague curiosité. La connaissance des moindres modifications de structure, des moindres écarts de la morphologie normale deviennent des

(1) G. CUVIER, recherches sur différentes espèces de Crocodiles vivants et sur leurs caractères distinctifs (*Annales du Muséum*, X, p. 8, 1807).

éléments précieux pour l'établissement des arbres phylogéniques.

La classification naturelle, au lieu d'être une unité subjective variable avec les conceptions particulières de chaque systématisateur, se présente désormais à l'esprit comme une réalité objective : l'histoire généalogique des êtres vivants dont on peut concevoir déjà un plan général très imparfait sans doute mais à l'établissement duquel devront concourir toutes les découvertes ultérieures.

Les travaux de spécification ont un but supérieur, un rôle non seulement de description, mais aussi de prévision et, partant, ils s'élèvent d'un degré dans l'échelle des connaissances humaines. Leur intérêt devient donc bien plus considérable.

Et cet intérêt n'est pas borné à la science des êtres vivants actuels ; il s'étend à la recherche des formes éteintes recélées à l'état de pétrifications dans les entrailles de la terre.

La paléontologie s'ouvre à nous comme un gigantesque dépôt d'archives et, malgré de regrettables lacunes que l'avenir comblera sans doute de plus en plus, elle nous apporte les documents les plus précieux pour retracer la lignée ancestrale des végétaux, des animaux et de l'homme lui-même. Véritables *médailles de la création* ⁽¹⁾, les fossiles nous permettent de reconstituer sur des bases solides l'histoire naturelle des êtres vivants au sens exact du mot par des procédés analogues à ceux que met en usage l'histoire proprement dite telle que la comprennent les sociologistes et les philosophes.

Dès à présent la Paléontologie forme donc avec la Zoologie un tout indissoluble, et ces deux parties de la Morphologie se prêtent réciproquement un mutuel concours. Mais la Zoologie est incomplète. Malgré les efforts des générations qui nous ont précédés, nous sommes loin de connaître encore tous les êtres vivants actuellement existants à la surface du globe. La Paléontologie ne nous donne que de trop rares indications si l'on songe à la quantité formidable d'organismes disparus sans laisser de traces durables : êtres protoplasmiques dépourvus de squelette ou à squelette peu résistant, etc. ; si l'on songe surtout aux conditions difficilement et rarement réalisées qui ont pu assurer la fossilisation et la conservation des animaux à travers toutes les vicissitudes de l'écorce

(1) C'est à propos du livre de SCHEUZER (*Piscium querelæ et vindiciæ*, 1708) que FONTENELLE, en 1712, compare le premier les fossiles à des médailles.

terrestre. Beaucoup de ces lacunes de la série morphologique sont en train de disparaître ou disparaîtront peu à peu grâce aux procédés d'investigation plus puissants dont nous disposons, grâce aussi aux progrès de la géographie physique et à l'étude plus intensive des territoires jusqu'à présent inexplorés.

La Géonémie ou étude de la distribution géographique est, elle aussi, puissamment éclairée et simplifiée par les doctrines transformistes. La répartition actuelle des animaux et des plantes ne doit plus être considérée comme le résultat du hasard ou l'œuvre d'un principe directeur remplaçant les créations anciennes par des nouvelles ainsi qu'on voit au théâtre le décor changer à chaque lever du rideau.

Il existe un lien causal entre le passé et le présent. La Paléontologie nous indique les points du globe où nous devons chercher les formes à caractères archaïques, et la Géonémie à son tour, en nous faisant deviner les révolutions de l'écorce terrestre, nous dévoile les motifs lointains de la suppression des êtres à jamais disparus.

Mais plus encore que la Géonémie, l'Embryologie, science nouvelle, ou plutôt développement prodigieusement rapide d'une branche de la science morphologique jusque-là trop négligée, devait bientôt remédier à l'insuffisance inévitable des données zoologiques actuelles et de nos connaissances paléontologiques.

Alors que les naturalistes se contentaient de cataloguer et de comparer entre elles, à la façon d'un collectionneur d'armes ou d'objets d'art quelconques, les formes multiples dont ils admiraient l'étonnante variété, fruit de l'imagination inépuisable d'un créateur infiniment ingénieux, c'était surtout sur les états adultes, seuls considérés comme *parfaits*, que se portait leur attention. Peu leur importait de savoir comment s'étaient constitués les objets de leur passion favorite. A part quelques rares précurseurs (ARISTOTE dans l'antiquité, MALPIGHI, SWAMMERDAM, HARVEY, C.-F. WOLFF à une époque plus récente) la plupart des biologistes se désintéressaient de l'étude du développement.

Encore aujourd'hui, d'ailleurs, on retrouve chez bien des systématistes comme une sorte de vestige de cet état d'esprit. Sur mille entomologistes combien en compte-t-on qui attachent le moindre intérêt à la récolte des chenilles ou des larves d'insectes ? Sur cent ornithologistes combien daignent admettre dans leurs collections les nids ou les poussins des oiseaux ?

Ce n'est pas le moindre service qu'ait rendu à la Biologie la théorie de l'évolution que d'avoir montré l'importance et la nécessité des études embryologiques (1).

Il est juste de reconnaître que le terrain était préparé par le développement simultané d'autres branches collatérales de la science et en particulier par les progrès de la micrographie et l'avènement de la théorie cellulaire.

Mais on a le droit de proclamer cependant que c'est surtout au désir de vérifier dans une voie nouvelle les idées de LAMARCK et de DARWIN qu'il faut attribuer l'abondance et la perfection des recherches embryologiques poursuivies à la suite de Jean MÜLLER et de VON BAER par les GEGENBAUR, les HAECKEL, les LEUCKART, les HUXLEY, les LÆVEN, les VAN BENEDEN, les AGASSIZ, etc.

Par sa continuité, par la dépendance de ses phases successives, par le nexus causal qui les détermine et les relie entre elles, le développement des larves et des embryons, ou pour parler le langage moderne, la série ontogénique des stades embryonnaire est merveilleusement propre à illustrer par des exemples d'une évidence convaincante la théorie de la descendance modifiée.

Sans doute, même avant la publication des travaux de DARWIN et la belle suite de monographies embryogéniques dont nous venons de parler, SERRES avait entrevu, par une sorte de divination géniale, l'idée féconde de la répétition à l'état transitoire dans le développement individuel des formes réalisées d'une façon permanente dans la série zoologique actuelle. Mais cette idée ne pouvait être bien comprise et porter tous ses fruits que lorsqu'elle fut complétée et solidement démontrée par FRITZ MUELLER dans son admirable petit livre *Für Darwin*.

Dès lors le triple parallélisme existant entre la série zoologique, la série ontogénique et la série paléontologique s'imposait comme

(1) Parlant devant une réunion d'anatomistes, l'éminent embryologiste de Cambridge (Mass.) C.-S. MINOT a, dans un discours récent, parfaitement mis en évidence la valeur de l'Embryologie :

« Embryology illuminates Anatomy. Its teachings give us the intellectual mastery of anatomical science, because Embryology analyzes details, discriminate the essential from the secondary facts and establishes the genetic interpretations in the solvent light of which the obscurities of ancient anatomy vanish, and we see where before was a dead sea of innumerable facts, new vital law arising and guiding principles ». C.-S. MINOT. Genetic interpretations in the domain of anatomy (*Amer. Journal of Anatomy*, IV, n° 2, page 262, feb. 1905).

une conséquence nécessaire de la parenté phylogénique des animaux et comme la traduction évidente de leurs rapports généalogiques. En outre, comme cela doit arriver dans l'application de toute théorie sérieuse, les apparentes exceptions dues aux abréviations ou aux falsifications de l'évolution ontogénique pouvaient être prévues et expliquées en partie par les principes mêmes de la doctrine darwinienne, la sélection naturelle et la concurrence vitale.

C'est donc avec pleine raison que le principe de SERRES et de FRITZ MUELLER a été désigné par HÆCKEL sous le nom de *loi biogénétique fondamentale*, si nous donnons à ce mot *loi* le sens qu'on lui accorde ordinairement dans les sciences expérimentales, celui d'une formule générale susceptible de vérifications suffisantes et nous permettant de prévoir indéfiniment des faits nouveaux.

Riche des travaux de DAUBENTON, de HALLER, de CAMPER, de PALLAS, de VICQ D'AZYR, l'anatomie comparée semblait avoir reçu du génie de CUVIER ses bases désormais inébranlables.

Elle ne devait pas échapper cependant à l'action rénovatrice des idées évolutionnistes. Les problèmes qu'elle s'était posés de tout temps, les questions auxquelles elle croyait avoir répondu, renaissaient bientôt sous des formes imprévues : HUXLEY, GEGENBAUR, LEUCKART ne tardèrent pas à nous montrer dans quelle voie il convenait d'en chercher la solution définitive.

La prétendue loi de la corrélation des formes (CUVIER), le principe des connexions (ET. GEOFFROY SAINT-HILAIRE), celui du balancement des organes, l'idée de la dégradation des types (DE BLAINVILLE), la notion d'organes rudimentaires, etc., au lieu d'être de simples formules empiriques, devenaient l'expression synthétique de rapports réels et nécessaires entre les organismes reliés par la consanguinité, et si elles n'avaient été établies déjà solidement par voie inductive, ces conceptions auraient pu être déduites comme des corollaires obligatoires de la parenté généalogique des êtres vivants.

Si l'on se reporte aux mémoires de l'époque et à la fameuse discussion entre CUVIER et ET. GEOFFROY SAINT-HILAIRE sur l'unité de composition organique, discussion dont GÆTHE suivait avec tant de passion les péripéties qu'il y consacrait les forces de son esprit et se désintéressait de la révolution politique, préoccupation de tous en 1830, on reconnaît avec étonnement que ni l'un ni l'autre des illustres adversaires n'entrevoient la signification bien plus haute qu'aurait pris le débat si l'on avait tenu compte des idées que

LAMARCK soutenait alors depuis près de vingt ans déjà au milieu de l'indifférence générale des naturalistes et des philosophes.

Il ressort en effet de plusieurs passages de la *Philosophie anatomique*, que ET. GEOFFROY SAINT-HILAIRE lui-même ne voyait dans l'unité du plan d'organisation que l'expression d'une parenté idéale et qu'il cherchait à l'expliquer, comme on a souvent tenté de le faire plus récemment, par une comparaison avec les produits successifs de l'architecture humaine destinés à des usages similaires ⁽¹⁾.

Au point de vue philosophique il n'y avait donc pas un abîme entre CUVIER et GEOFFROY. Tous deux étaient des créationnistes, mais tandis que CUVIER admettait la pluralité des types (réalisés au nombre de quatre au moins par le créateur), ET. GEOFFROY SAINT-HILAIRE considérait le règne animal tout entier comme la manifestation d'une pensée unique développée suivant un plan invariable dans ses grandes lignes, modifiable seulement dans les détails.

On comprend sans qu'il soit nécessaire d'insister davantage quelle lumière apportait dans cette question des plans d'organisation la théorie de la descendance modifiée et l'étude des adaptations progressives des êtres vivants aux conditions d'existence variables suivant le temps et les lieux.

On comprend aussi le sens précis et profond que revêtaient les

(1) Voici quelques lignes de GEOFFROY tout à fait significatives à cet égard :

« Des rapports que j'aperçois entre des matériaux, lesquels reviennent les mêmes pour composer les animaux, de ces données qui produisent une certaine ressemblance chez tous les êtres, tant à l'intérieur qu'à l'extérieur, j'arrive à une déduction, à une idée générale qui comprend toutes ces coïncidences ; et si je les embrasse et les exprime sous la forme et le nom d'*unité d'organisation*, je ne me propose par là que de traduire ma pensée en un langage simple et précis ; mais d'ailleurs je me garde bien de dire ce que j'ignore, qu'une chose serait faite avec intention à cause d'une autre ? En définitive, je me crois, dans ces conclusions, aussi fondé en raison que si, voyant d'ensemble les nombreux édifices d'une grande ville et me restreignant aux points communs que leur imposent les conditions de leurs existences, j'en venais à réfléchir sur les principes de l'art architectural, sur l'uniformité de structure et d'emploi d'un autre grand nombre d'édifices. Une maison n'est point faite en vue d'une autre ; mais toutes peuvent être ramenées intellectuellement à l'unité de composition, chacune étant le produit de matériaux identiques, fer, bois, plâtre... de même qu'à l'unité de fonctions, puisque l'objet de toutes est également de servir d'habitation aux hommes... ».

Et plus loin :

« Toute composition organique est la répétition d'une autre, sans être de fait produite par le développement et les transformations successives d'un même noyau. Ainsi il n'arrive à personne de croire qu'un palais ait d'abord été une humble cabane qu'on aurait étendue pour en faire une maison, puis un hôtel, puis un édifice royal. (ET. GEOFFROY SAINT-HILAIRE. *Philosophie anatomique*).

notions jusqu'alors assez vagues d'*Analogie* et d'*Homologie* ; celles plus récentes d'*Homomorphie* et d'*Homophylie*, etc.

La *convergence* des formes sous l'influence des facteurs étiologiques (vie pélagique, vie parasitaire, etc.) cessait de masquer les véritables affinités et peu à peu disparaissaient de la systématique épurée les groupements factices introduits par ce qu'on pourrait appeler les *idola ethologica*.

Plus difficiles à éliminer furent les *idola tectologica*. La notion des types organiques, si importante comme nous venons de le voir, a été longtemps obscurcie par l'imprécision de nos connaissances sur l'individualité ou plutôt sur les individualités de divers ordres. Chez les animaux composés, en particulier, tels que les Spongiaires, les Hydriaires, les Bryozoaires, les Synascidies, on a longtemps attribué une valeur taxonomique fort exagérée à la cormogénèse, c'est-à-dire au mode de groupement des individus, en négligeant les rapports réels de parenté que révèle la structure anatomique de ces individus. Ce n'est pas un des moindres services rendus par E. HÆCKEL à la science biologique que d'avoir tenté, le premier, de fixer les règles de cette branche de la morphologie qui est comme l'*Architectonique* des êtres vivants et qu'il a dénommée tectologie.

Chez les Métazoaires en particulier la notion tectologique de la *personne*, c'est-à-dire de l'être originellement diblastique (*gastrula*) qui constitue le mode d'individualité le plus fréquent, est une acquisition d'une valeur inappréciable.

Entrevue par DE BLAINVILLE et par HUXLEY, qui la déduisaient de considérations purement anatomiques, cette notion fut nettement établie par HÆCKEL, dès 1872, grâce surtout aux admirables recherches embryologiques d'ALEXANDRE KOWALEVSKY, recherches qui prouvaient l'existence de la larve gastrula chez tous les groupes d'animaux pluricellulaires où le développement est explicite.

Malgré les attaques récentes qu'elle a subies, la théorie de la gastrula bien comprise est demeurée aussi inébranlable que celle de l'homologie des feuilletts blastodermiques qui en est la conséquence immédiate ⁽¹⁾.

(1) La plupart des difficultés rencontrées dans ces théories tiennent à ce que beaucoup d'embryologistes, hypnotisés par l'étude d'un type unique mal choisi ou de quelques types défavorables, n'ont pas reconnu la valeur fondamentale de l'*archigastrula* ou *gastrula incrinata* à laquelle toutes les autres larves diblastiques se rattachent logiquement comme l'avait annoncé HÆCKEL, par une géniale prévision.

L'application raisonnée du principe de FRITZ MUELLER suffit à rendre compte des difficultés que présentent certains développements condensés ou cœnogénétiques, et les objections présentées par quelques auteurs tiennent souvent à ce qu'ils n'ont étudié qu'un trop petit nombre de types (parfois un type unique), choisis plutôt en raison de la commodité pratique, et sans tenir compte des perturbations des facteurs éthologiques auxquelles ces types étaient soumis.

L'idée d'une forme originelle commune, mais modifiée souvent d'une façon profonde par l'action des milieux, faisait aussi ressortir l'inanité des rapprochements taxés uniquement sur la Promorphologie, cette sorte de cristallographie ou de géométrie des êtres vivants.

Des groupements tels que ceux des *Rayonnés* ou *Radiata*, des *Bilateralia*, etc., sont purement artificiels et inspirés seulement par les *idola promorphologica*.

Il n'en demeure pas moins qu'il serait très désirable de pousser plus loin qu'on ne l'a fait jusqu'à présent les études promorphologiques dont HÆCKEL a jeté les bases dans son admirable *Générale Morphologie*. En ce point comme en beaucoup d'autres, la Morphologie est étroitement dépendante de la Géométrie et de la Mécanique. Il y a là matière à de nombreux problèmes d'un intérêt très vif pour qui ne veut pas se contenter de la facile mais enfantine solution des causes finales.

« Voir venir les choses, avait dit SAVIGNY, est la meilleure façon de les observer ». La Morphologie en éclairant d'une vive lumière l'Anatomie comparée permet de rectifier de nombreuses erreurs de Systématique et de mieux apprécier la valeur des divers groupements taxonomiques. Mais en même temps qu'elles servaient au progrès de la Morphologie normale, les études embryogéniques étendues aux formes anormales de développement montrèrent l'intérêt puissant de la science des monstruosité ou Tératologie. Bientôt, grâce aux patientes investigations de DARESTE et à l'habileté de CHABRY dans la production artificielle des êtres anormaux, la Tératogénie devint une science expérimentale et il fut dès lors facile de comprendre comment, en intervenant d'une façon plus ou moins constante aux diverses périodes de l'ontogénie, les facteurs cosmiques ou biologiques ont pu modifier graduellement les formes larvaires et indirectement les formes adultes des êtres vivants.

Par suite la science des mœurs et des rapports des êtres vivants soit entre eux, soit avec le milieu cosmique, l'Ethologie ou la Bionomie, un peu négligée depuis l'époque où RÉAUMUR, DE GEER, etc., la cultivaient avec tant de succès, prenait un intérêt nouveau et offrait au biologiste toute une collection d'expériences préparées par la nature et dont il n'avait plus qu'à interpréter les résultats.

N'est-il pas remarquable, en effet, de voir l'Ethologie de l'adulte modifier d'une façon profonde le développement de l'embryon au point de masquer parfois au cours de l'évolution les affinités qui existent entre des formes voisines ?

Le régime herbivore ou carnassier d'un Mammifère, par exemple, n'entraîne-t-il pas comme conséquence l'état de perfection du premier à la naissance et, par suite, l'abréviation des processus embryogéniques, le petit ne pouvant être protégé suffisamment par ses parents dont il doit en outre suivre les déplacements rapides pour la recherche de la nourriture ou pour la fuite devant l'ennemi.

Les animaux fixés à l'état adulte, et surtout les parasites établis de bonne heure sur l'hôte qu'ils ne quittent plus, ont nécessairement un développement explicite et des larves mobiles pourvues d'organes des sens qui leur permettent de choisir avec soin la demeure où s'écoulera la plus grande partie de leur existence. Au contraire, pour les êtres pélagiques qui, dans le jeune âge, sont exposés à mille dangers, il y aura tout intérêt à ce que leur progéniture soit protégée par un développement direct, rapide et cœnogénétique, ou soit confiée à une nourrice étrangère comme c'est le cas pour les Copépodes du groupe des *Monstrillidae*.

Même des phénomènes évolutifs aussi compliqués que ceux connus chez les Coléoptères Méloïdes sous le nom d'hypermétamorphoses, deviennent très facilement explicables si on les envisage dans leurs rapports avec les conditions éthologiques et comme une conséquence obligatoire de la vie qu'ont dû mener les ancêtres.

Non moins intéressantes, il me semble, les particularités embryogéniques que j'ai réunies sous le nom de *Pœcilogonie*. Deux êtres appartenant à la même espèce, aussi semblables que possible à l'état adulte, tellement semblables parfois que l'œil du spécialiste le plus exercé ne réussira pas à trouver entre eux la moindre différence, peuvent présenter dans la série de leurs stades ontogéniques, et même sous la forme ovulaire, des divergences très accentuées si leur éthologie embryonnaire n'est pas la même, si par exemple le

milieu n'a pas la même composition chimique ou si la saison du développement est différente, ou encore si les conditions biologiques varient avec l'ambiance cosmique dans les divers habitats d'une espèce à vaste dispersion. D'où les dénominations de *pœcilogonie géographique*, *pœcilogonie saisonnière*, etc.

Quoi de plus étonnant aussi que ces curieuses expériences de Morphogénie réalisées par la nature et que j'ai fait connaître autrefois sous le nom de *castration parasitaire* ? Et quelque mystérieuse que soit pour nous l'action modificatrice du parasite gonotome indirect, n'est-il pas très instructif au point de vue morphodynamique de voir ce parasite faire apparaître par une action à distance, sur un hôte d'un sexe déterminé, les caractères du sexe opposé, alors même que ces caractères n'auront pour l'être qui les porte aucune utilité ? Enfin cette notion d'un complexe morphologique formé par l'hôte et son parasite ne prend-elle pas une importance capitale lorsqu'on rapproche ces complexes parasitaires à équilibre biologique instable des complexes homophysaires ou hétérophysaires à équilibre plus ou moins permanent réalisés soit chez les galles (cécidies ou thylacies), soit chez les êtres symbiotes tels que les Lichens, les plantes à mycorhizes, etc.

Au surplus la notion des complexes d'êtres divers associés en symbiose harmonique n'est qu'une généralisation de ce que nous observons chez tous les organismes pluricellulaires au cours de leur évolution.

Dès le milieu du XVIII^e siècle C.-FRED. WOLFF a établi sur des bases inébranlables la théorie de l'épigénèse. Il a montré que les êtres vivants ne se développent pas comme on l'aurait cru aux dépens d'un rudiment préformé, en grandissant à peu près comme grossit l'image d'un objet examiné successivement avec des lentilles de puissances graduellement croissantes.

Les divers organes d'un animal sont des formations d'une autonomie relative qui concourent à édifier un ensemble dont l'équilibre n'est pas préétabli et dont le plan peut parfois être modifié en voie de construction.

Bien entendu les liens de dépendance réciproque des divers systèmes d'organes varient beaucoup. Parfois très étroits quand les fonctions que doivent remplir les organes sont elles-mêmes étroitement liées (respiration et circulation par exemple), peuvent ils être beaucoup plus lâches lorsqu'il s'agit de parties adaptées à des rôles

très distincts (organes de locomotion et appareil digestif, ou bien système léguminaire et squelette, etc.).

Mais l'indépendance est surtout très grande si l'on considère d'une part les organes qui servent à la vie de l'individu et, d'autre part, ceux qui sont destinés à assurer la perpétuation de l'espèce.

Le *soma* et les *gonades*, pour employer les expressions modernes qui désignent ces deux ensembles, sont en quelque sorte deux organismes juxtaposés ou emboîtés l'un dans l'autre dont le développement peut marcher d'un pas très inégal, bien que toute modification apportée à l'un d'eux ait en général un retentissement sur l'autre.

C'est en s'appuyant sur cette notion fondamentalement exacte, mais en l'exagérant et en l'enveloppant d'une atmosphère métaphysique, que les partisans de l'ancienne théorie de l'évolution (préexistence et emboîtement des germes, préformation de l'embryon) ont longtemps lutté contre les idées de C.-F. WOLFF.

C'est encore en suivant le même courant d'idées que, plus récemment, A. WEISMANN a cherché à édifier ses théories bien connues sur la non-transmissibilité des caractères acquis.

C'est enfin la même considération qui, étendue aux premières phases de l'embryogénie, aux diverses cellules de la morula et même aux diverses régions de l'œuf non encore segmenté, a servi de base à la théorie de la mosaïque de W. ROUX si ingénieusement modifiée depuis par E.-B. WILSON.

En nous en tenant à la stricte observation des faits les plus faciles à vérifier, nous dirons seulement que l'épigénèse, en nous révélant la possibilité d'une sorte de concurrence vitale entre les organes et même entre les plastides constituant les êtres pluricellulaires, nous permet d'expliquer facilement tous les faits si complexes de polymorphisme évolutif; la progénèse, la néoténie, la dissogonie, la pœcilogonie et en général les particularités si curieuses de développement que depuis CHAMISSO et STEENSTRUP on a groupé sous le nom très impropre de générations alternantes ou de généagenèse (DE QUATREFAGES).

Il s'est constitué ainsi un vaste ensemble de connaissances assez étendues pour constituer aujourd'hui une branche nouvelle de la Morphologie qu'on pourrait appeler la *Génésiologie*.

La Génésiologie a pour objet l'étude à la fois descriptive et expérimentale des divers modes évolutifs.

Dans les pages précédentes nous avons à diverses reprises parlé

de l'expérience et de la méthode expérimentale dans un sens différent de celui qui est souvent donné à ces mots par les physiologistes de l'ancienne école.

C'est peut-être ici le lieu d'indiquer la façon dont nous comprenons l'intervention de l'expérience dans les sciences morphologiques et le résultat qu'on peut en attendre pour le développement ultérieur de ces sciences.

Une expérience nécessite toujours l'analyse préalable des phénomènes par lesquels est conditionné le fait que l'on veut observer et, si possible, mesurer. Elle suppose un déterminisme hypothétique dont elle démontrera la réalité ou la non-existence. Toute expérience est donc précédée d'une induction et par suite d'une ou plusieurs observations. La méthode expérimentale est toujours, comme le disait CHEVREUL, une méthode *à posteriori*.

L'expérience ne crée rien ; elle a tout juste la même valeur et la même signification logique que la preuve d'une opération arithmétique.

Pour qu'il y ait expérience, il n'est donc pas nécessaire d'exiger, comme certains paraissent le croire, un dispositif compliqué, un laboratoire richement outillé et des appareils coûteux.

Il ne faut pas confondre en effet la mesure précise d'un phénomène, qui n'est souvent obtenue qu'à l'aide d'instruments très délicats, et la constatation pure et simple d'une relation de causalité entre un fait et d'autres faits qui le déterminent, constatation qui est le fond même de l'expérience. Le fait fût-il accidentel, comme la chute de la pomme sous les yeux de NEWTON, sa constatation peut devenir néanmoins une expérience. Et c'est l'esprit seul de l'observateur qui lui donnera ce caractère.

Das ist ja was den Menschen zieret
Und dazu ward ihm der Verstand
Dass im innern Herzen spüret
Was er erschafft mit seiner Hand.

Là où le vulgaire voit sans interpréter et garde une attitude purement contemplative, le naturaliste digne de ce nom remplace par la supposition d'actes volontaires les facteurs dont il veut étudier l'activité.

Un animal reçoit à la chasse ou par tout autre accident une balle dans la partie gauche du cerveau, il est paralysé du côté droit. Si le

fait est bien constaté et dégagé de toute cause d'erreur, sa reproduction volontaire dans un laboratoire ne sera que la vérification d'une expérience déjà réalisée.

Non seulement la nature actuelle nous offre, comme nous l'avons dit, de très nombreuses expériences dont beaucoup sont même très difficiles à répéter, mais nous pouvons dire aussi que la Paléontologie nous procure des données expérimentales d'une valeur inappréciable. Les arguments qu'elle fournit à la Morphologie transformiste ne sont pas, comme on le prétend parfois, d'ordre purement conjectural; le degré de certitude qu'ils comportent n'est nullement inférieur à celui qu'on obtient en Astronomie ou dans les autres parties des sciences physiques dont les objets nous sont en partie inaccessibles.

HILGENDORF et HYATT étudient les diverses couches du lac Tertiaire de Steinheim, en Wurtemberg. Ils reconnaissent que certaines formes de *Planorbis*, peu différentes entre elles dans les couches profondes (les plus anciennes) ⁽¹⁾, se séparent peu à peu les unes des autres et arrivent à constituer, dans les couches les plus récentes, des espèces aussi valables que toutes celles décrites dans ce genre de Mollusques ⁽²⁾. Est-ce là un travail de pure contemplation et de description? N'est-il pas manifeste que les auteurs ont dans leur pensée reconstitué une gigantesque expérience. Et s'ils n'avaient en leur pouvoir le déterminisme complet de cette expérience, au moins en possédaient-ils des éléments suffisants pour conclure à l'évolution des formes sans préciser les facteurs de cette évolution autres que le facteur *temps* dont l'action est irrécusable en cette circonstance? ⁽³⁾.

(1) Les quatre formes les plus anciennes seraient des variétés légères d'une même espèce : *Planorbis laevis*.

(2) Voir : The genesis of the tertiary species of *Planorbis* at Steinheim (*Boston Soc. Nat. Hist.* 1890) et : Transformations of *Planorbis* at Steinheim (*American Naturalist*, 1882, p. 441). — Cf. aussi STEARNS (*Proceed. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, 1881).

(3) Parmi les zoologistes actuels dont les idées sur l'expérience se rapprochent le plus de celles que nous exposons ci-dessus nous citerons surtout KORCHELT et HEIDER, qui dans leur excellent *Traité d'embryogénie des Invertébrés* s'expriment comme il suit à ce sujet :

« Mit Rücksicht auf die von mancher Seite geäußerte Meinung, das nur die experimentelle Entwicklungsgeschichte die Kenntniss ursächlicher Beziehungen fördere, muss darauf hingewiesen werden, dass solche Beziehungen auch von der descriptiven Richtung aufgedeckt werden. Jede Beschreibung eines in der Zeitenfolge ablaufenden gesetzmässigen Geschehens muss nothwendiger Weise causale Beziehungen enthüllen, da in den vorhergehenden Zuständen eines Systems die Ursachen für die nachfolgenden gelegen sind. In diesem Sinne hat man gesagt, dass jedes Stadium der Entwicklung die Ursa-

Bien plus nette et plus évidente encore, et en tous cas plus conforme aux idées courantes, est l'application de l'expérience à l'étude des facteurs lamarkiens ou facteurs primaires de l'évolution (facteurs cosmiques, éthologiques, etc.) ⁽¹⁾.

Et, en effet, c'est surtout par un retour aux idées de LAMARCK que le transformisme devait faire progresser plus rapidement la morphologie dans la voie expérimentale.

Certes les conceptions de DARWIN étaient à bien des égards justifiables de l'expérience, même au sens le plus strict du mot, et DARWIN l'a prouvé lui-même par ses belles recherches sur la fécondation directe et croisée, sur les plantes volubiles et les plantes carnivores, etc. Mais il faut le reconnaître, beaucoup de vérifications expérimentales relatives à la section naturelle, à l'hérédité, exigent des conditions rarement réalisées, une longue durée qui les rend abordables seulement par des êtres collectifs (sociétés savantes) ou nécessitent des ressources considérables dont ne peuvent disposer le plus grand nombre des travailleurs.

A part quelques brillantes exceptions sur lesquelles nous aurons occasion de revenir, les disciples de DARWIN qui ont suivi de plus près les tendances du maître ont surtout compris l'expérience dans le sens très large que nous attribuons à ce mot appliqué à un grand nombre de recherches relatives aux facteurs primaires et même dans une certaine mesure aux facteurs secondaires.

L'importance de l'étude des facteurs primaires de l'évolution n'avait pu échapper à DARWIN. Mais, excellent observateur comme

che für das nächstfolgende darstellt. Der gleiche Grad allgemeinerer causaler Beziehungen kommt den phylogenetischen Ableitungen zu. Aber auch speciellere ursachliche Beziehungen sind auf dem Wege directer Beobachtung erkannt worden, so das Princip der organbildenden Keimbezirke, die Einstellung der Kernspindel nach der Richtung der grossten Plasmaansammlung, der Einfluss der Nahrungsdotter etc. Wenn der experimentellen Methode ein grosserer Grad von Exactheit zuerkannt werden muss, so ist andererseits nicht zu verkennen, dass der Deutung der durch Experimente erhaltenen Ergebnisse auf diesem Gebiete vielfach grosse Schwierigkeiten gegenüberstehen. « In der That ist es weit leichter, zu beobachten, dass ein Umstand in einen gegebenen Falle überhaupt Einfluss habe, als zu ermitteln welchen Einfluss er hat ». (MACH.) » [E. KÖRSCHELT und K. HEIDER, Lehrbuch der vergleich. Entwicklungsgesch. d. Wirbellosen Thiere, Allgem. Theil, I, 1902, p. 6].

⁽¹⁾ Il suffit pour s'en convaincre de parcourir notamment les deux beaux volumes publiés récemment par C.-B. DAVENPORT sous le titre « Experimental morphology » (N.-York, 1897-99) où l'on trouvera un excellent résumé de tout ce qui a été tenté jusqu'ici dans l'étude des facteurs primaires.

il l'était, il fut sans doute effrayé par la complexité du rôle de ces facteurs et n'essaya pas de débrouiller les mécanismes qui donnent naissance aux innombrables variations des êtres vivants.

Ces variations existent, il les signale et, sans les rattacher à leurs causes immédiates, il cherche à démontrer avant tout qu'elles ont pu être fixées pour constituer les races, puis les espèces nouvelles.

DARWIN avait lu MALTHUS ; il connaissait la loi de la division du travail empruntée par H. MILNE-EDWARDS à l'économie politique ; il trouva que la méthode des sociologistes était bonne et que, dans une science compliquée et jeune encore, telle que la Biologie, on pourrait employer les procédés usités également en Météorologie, en Statistique, etc., s'appuyer sur la loi des grands nombres sans trop chercher à démêler les causes lointaines et à pénétrer l'essence des phénomènes.

C'est ainsi qu'il démontre l'importance de la sélection pour la fixation des caractères acquis lorsqu'ils présentent quelque utilité dans la concurrence vitale et assurent par cela même la survivance de leur possesseur par une meilleure adaptation.

Mais il ne cherche pas à établir dans chaque cas particulier le déterminisme exact de l'apparition des variétés indifférentes ou avantageuses. Peut-être aussi fut-il détourné de cette voie par l'insuccès de son génial prédécesseur LAMARCK dans l'effort énergique qu'avait tenté celui-ci pour expliquer par les milieux ambiants (agissant directement ou indirectement par la création de nouveaux besoins) les modifications graduelles des êtres vivants et la transformation des espèces.

Il ne faut pas oublier non plus qu'au début du XIX^e siècle, et même au moment où parut *l'Origine des espèces*, l'état des sciences physicochimiques ne permettait pas d'aborder utilement la plupart des problèmes de physiologie externe dont il eût été important de chercher la solution : les recherches chimiques déterminant les variations de couleur, l'influence des divers ordres de radiations, l'action morphogène des solutions salines, de l'osmose, etc.

Quelque satisfaisantes qu'elles fussent pour l'esprit et malgré les énormes progrès qu'elles ont fait faire à la Morphologie, les idées de DARWIN ne tardèrent donc pas à paraître insuffisantes. On put même craindre un moment que l'exagération de quelques-uns des disciples du maître ne compromît le triomphe de la doctrine et ne ramenât les esprits vers les anciennes explications finalistes savamment

ressuscitées sous le nom de Néovitalisme. Les mots sélection naturelle, mimétisme, convergence, hérédité et autres semblables qui, dans la pensée de DARWIN, n'avaient qu'une valeur explicative *provisoire*, devinrent pour les philosophes et même pour certains biologistes des formules commodes servant à masquer l'ignorance dans laquelle nous sommes le plus souvent à l'égard des causes prochaines de variation.

Et cependant, lorsqu'en 1880 il publia son petit livre si suggestif, *Die Existenzbedingungen der Thiere*, CARL SEMPER s'efforçait déjà de ramener les naturalistes vers l'étude des facteurs primaires. Aux expériences de rares précurseurs sur l'influence morphogène du changement de régime alimentaire (HUNTER EDMONDSTONE), des modifications de salure de l'eau (SMANKEVITCH), de la chaleur de la lumière, etc., il ajoutait ses recherches originales sur les conditions optima de la croissance et de la reproduction des Lymnées, et surtout il réunissait, sous un volume restreint mais avec une documentation très complète pour l'époque, une masse énorme d'observations biologiques dont un grand nombre ont absolument la même valeur démonstrative que les meilleures expériences de laboratoire. Depuis, les recherches de ce genre ont été reprises avec ardeur de différents côtés et surtout en Amérique. L'impulsion est donnée et l'on peut être assuré que le mouvement ira en s'accroissant à moins que les progrès parallèles de la Physique et de la Chimie permettent d'apporter dans ces études une précision plus grande et d'aborder certaines questions qui, jusqu'à présent, semblaient inaccessibles.

Le défrichement de territoires scientifiques nouveaux, tels que la Physicochimie et la Chimie biologique, nous fournira bientôt les moyens de reprendre utilement l'œuvre dont LAMARCK n'avait pu que tracer les grandes lignes.

La dépendance de la Morphologie par rapport aux sciences physico-chimiques est encore plus manifeste dans cette branche si neuve et si pleine de promesses qu'on désigne sous le nom de Cytologie.

Bien que la théorie cellulaire, déjà ébauchée par MALPIGHI, ait été complètement formulée par RASPAIL (1835) et par SCHLEIDEN (1838) pour les végétaux, puis par SCHWANN (1839) pour les animaux, bien que VIRCHOW eût dès le milieu du siècle dernier proclamé son célèbre aphorisme *omnis cellula e cellula*, c'est seulement dans le cours de ces vingt dernières années que la Morphologie cellulaire et

la Cytogénie ont pris un merveilleux développement grâce aux travaux de ED. VAN BENEDEN, de STRASBURGER et de toute une brillante phalange de jeunes biologistes.

L'histoire de ce magnifique édifice, son plan général et ses détails ont été très exactement retracés dans un ouvrage désormais classique, *Cell and inheritance*, publié dès 1896 par E.-B. WILSON, un des vaillants ouvriers qui avec O. et R. HERTWIG, BOVERI, MAUPAS, GUIGNARD, etc., ont le plus activement contribué à son édification. Mais combien laborieusement cette œuvre difficile a-t-elle été préparée par les nombreux perfectionnements de la technique microscopique dus aux LEYDIG, aux RANVIER, aux MAX SCHULTZE, aux FLEMMING, etc.

Et ces perfectionnements à leur tour n'ont pu être obtenus que grâce aux progrès de la Chimie et particulièrement de la Chimie des colorants (des couleurs d'aniline en particulier). Malgré la façon empirique et grossière dont nous utilisons chaque conquête nouvelle des sciences physico-chimiques, malgré ce qu'ont encore d'imparfait des méthodes telles que celles de GOLGI, de CAJAL et d'APATHY, quel morphologiste serait assez aveugle pour nier l'importance des données nouvelles que nous devons à des procédés techniques dont la théorie nous est très souvent inconnue ?

Mais la chimie nous a rendu des services non moins éminents en nous permettant de pénétrer dans la structure intime de la substance chromatique et des albuminoïdes en général. Dans cette voie féconde, qui avait déjà tenté ROBIN, mais qui nous a été ouverte par SCHÜTZENBERGER et par KOSSEL, la Morphologie cytologique trouvera à coup sûr la clef de bien des énigmes qui l'arrêtent à l'heure présente. Et quels progrès ne devons-nous pas attendre de la Chimie des colloïdes dont notre Chimie actuelle n'est en quelque sorte qu'un cas particulier.

Que la Morphologie cytologique soit tributaire également et dans une large mesure de la Physique et surtout de l'Optique, cela est trop évident pour qu'il soit nécessaire d'y insister longuement. Je voudrais seulement faire incidemment une remarque qui montre bien quelles répercussions peuvent avoir les unes sur les autres des études scientifiques en apparence très dissimilables.

Il n'est pas douteux que le perfectionnement des appareils micrographiques et surtout des objectifs à immersion a été dû pour une

bonne part au désir qu'avaient les constructeurs de satisfaire une clientèle spéciale et assez nombreuse dans certains pays, les collectionneurs de Diatomées, de telle sorte que ces amateurs, parfois injustement dédaignés par ceux qui veulent établir des cloisons étanches entre les savants de divers ordres, ont rendu indirectement de grands services aux histologistes purs et à ceux qui étudient les problèmes les plus délicats de la Cytologie et de la Cytogénie.

Les bactériologistes, en visant un but bien différent et beaucoup plus pratique, ont concouru plus encore que les Diatomistes au perfectionnement de notre outillage micrographique en étendant à toute une classe nouvelle de travailleurs, les pathologistes et les cliniciens, l'usage quotidien du microscope.

Et, dans ce domaine de l'Anatomie pathologique, nous voyons encore se produire ces interactions si fructueuses avec la science qui nous occupe plus spécialement. L'étude des tumeurs, la Tératologie cellulaire, en même temps qu'elle s'éclaire par les données de la Cytologie normale, nous fournit des aperçus bien suggestifs sur la signification de la réduction chromatique et des rapprochements inattendus avec les phénomènes si nouveaux des premières phases embryogéniques (BORREL, MOORE et FARMER).

L'idée de la phagocytose, puisée par HÆCKEL dans la biologie des Protozoaires, par ROUGET dans l'examen des leucocytes du sang, mise en valeur et magistralement développée par METCHNIKOFF qui en fit d'innombrables applications dans le domaine de la Pathologie, est revenue par un retour des plus heureux élucider certains phénomènes morphologiques les plus obscurs de l'Embryogénie, les processus cœnogénétiques de l'ovogénèse et de la métamorphose.

Longtemps l'introduction des sciences mathématiques dans le domaine de la Morphologie a été tenue pour suspecte; il paraissait dangereux en effet de vouloir enchaîner par des formules trop simples des faits aussi complexes que ceux étudiés par les zoologistes et les botanistes.

Peu à peu cependant la nécessité se fit sentir de déterminer par des mesures précises l'étendue des variations dues aux facteurs primaires et de chercher à trouver les lois de ces variations. Un des premiers, DELBEUF essaya non sans succès l'application de l'algèbre au problème de la formation des races. Mais c'est surtout à GALTON

et à son école, que sont dus les travaux les plus importants de biologie mathématique ou Biométrie.

Quel que soit le caractère sur lequel nous portons notre attention, si nous considérons un grand nombre de spécimens d'une espèce déterminée, nous reconnaissons que les variations individuelles (variations continues ou fluctuations) de ce caractère, évaluées numériquement, ne dépassent pas deux limites extrêmes réalisées chez un très petit nombre d'individus. Entre ces deux extrêmes se trouve une variation moyenne constatée chez le plus grand nombre des spécimens observés. Il en résulte que si on prend pour abscisses des lignes représentant l'étendue des fluctuations et pour ordonnées les grandeurs correspondant au nombre d'individus présentant une certaine fluctuation, on obtient une courbe que QUÉTELET appelait une *binomiale* et qui n'est en réalité qu'une courbe d'erreur probable. On donne souvent aussi à ces courbes le nom de courbes de GALTON en raison de l'emploi très étendu qu'en a fait cet éminent biologiste dans l'étude des questions d'hérédité.

Par sélection artificielle, les éleveurs et les horticulteurs arrivent à déplacer plus ou moins rapidement les sommets des courbes galtoniennes et à diriger la fluctuation dans le sens qui leur convient. La sélection naturelle n'opère pas autrement pour modifier la morphologie des espèces, et c'est à cette action que DARWIN attribuait en grande partie leur transformation.

WALLACE, plus exclusif, considère la sélection comme le seul facteur déterminant l'évolution des êtres vivants.

Il était réservé à HUGO DE VRIES de montrer, par de longues et délicates expériences culturales, l'exagération dans laquelle étaient tombés les disciples outranciers de DARWIN (ROMANES, WEISMANN)⁽¹⁾. Guidé par ses travaux antérieurs sur les courbes galtoniennes et frappé de la constance de certaines formes telles que les espèces décrites par le botaniste JORDAN, dont la naissance pouvait difficilement s'expliquer par des fluctuations, DE VRIES suppose qu'après des périodes de fixité relative pendant lesquelles ils sont soumis seulement à la variation fluctuante, les êtres vivants peuvent traverser des périodes plus courtes où leurs formes sont brusquement modifiées dans des directions diverses par des changements discontinus.

(1) H. DE VRIES. *Die Mutationstheorie*, Leipzig, 1901-1903.

Les biologistes connaissaient bien ce genre de variations qu'ils appelaient *variations sportives*. DE VRIES les a nommées *mutations*, et il a montré l'importance de la mutabilité en étudiant plus spécialement une plante bisannuelle, l'*Enothera Lamarckiana*, espèce américaine introduite en Europe et subspontanée dans plusieurs localités des Pays-Bas. De 1880 à 1899 DE VRIES a semé tous les ans, au jardin botanique d'Amsterdam, jusqu'à 15 ou 20.000 graines de cette plante. A côté de milliers d'individus normaux, ses cultures ont produit *sept* types nouveaux représentés chaque année par un nombre variable d'individus et susceptibles de se reproduire par graine avec une grande fixité. Sur les 50.000 *Enothera* qu'il a observés pendant dix ans, DE VRIES en a compté 800 qu'on ne pouvait légitimement désigner sous le nom d'*Enothera Lamarckiana*, mais qui se répartissaient, comme nous venons de le dire, en sept groupes auxquels on était en droit de donner la valeur systématique de sous-espèces, ce que les botanistes n'eussent pas manqué de faire si ces plantes avaient été rencontrées dans les champs sans qu'on en connût l'origine.

Un grand nombre de biologistes ont cru trouver dans les beaux travaux de DE VRIES des armes redoutables contre la théorie de la sélection. Il m'est impossible de partager leur opinion. Je dirai même qu'en examinant la question de très près et en pénétrant au fond des choses, il m'est impossible de trouver dans la théorie des mutations autre chose qu'un utile complément des doctrines lamareckiennes et darwiniennes de la variation continue.

Comme le disait l'économiste BASTIAT, dans tout phénomène complexe où interviennent en sens divers des causes multiples, il y a ce qu'on voit et il y a aussi ce qu'on ne voit pas.

Ce que l'on voit dans une mutation c'est l'apparition brusque et soudaine d'un caractère qui n'existait pas antérieurement, mais ce caractère n'est que la manifestation subite d'un état qui a pu être très lentement préparé chez les ancêtres de l'individu où il apparaît. Pour obtenir une réaction chimique, pour faire virer la coloration d'un liquide, il faut souvent ajouter goutte à goutte le réactif, jusqu'au moment où, tout à coup, la réaction se produit et la coloration nouvelle apparaît. La mutation est le résultat d'un nouvel état d'équilibre dans l'organisme en variation. Tous les individus chez lesquels cet équilibre nouveau se prépare sont intérieurement dans un état différent de celui de leurs ancêtres,

ils sont en fluctuation interne et c'est là ce qu'on ne voit pas ⁽¹⁾.

Si des modifications doivent se produire dans la nervation des ailes d'un Insecte, par exemple, il est impossible que ces modifications se traduisent autrement que par un nouveau dispositif mécanique constituant, par rapport au précédent, une variation brusque de l'agencement des cellules et des nervures. De même, l'apparition d'une vertèbre nouvelle ou d'un métamère nouveau chez un animal dont la métamérisation était fixée, ne peut se faire que d'une façon discontinue et non par fraction infinitésimale de vertèbre ou de métamère. Le fait que les variations sportives apparaissent toujours en nombre limité (sept dans le cas d'*Ænothera Lamarckiana*) montre bien qu'il s'agit d'un certain nombre de positions d'équilibre entre lesquelles il n'y a pas de transitions morphologiques réalisables et dont quelques-unes mêmes semblent difficiles à obtenir. Des 7 sous-espèces d'*Ænothera*, une seule l'*Ænothera gigas* s'est montrée robuste. Les autres sont pour la plupart très faibles et ont besoin de beaucoup de soin pour fleurir et pour mûrir leurs graines. Souvent même il n'y a que deux équilibres possibles, c'est ce qui a lieu dans les cas de dimorphisme ou de *ditaxies* des couleurs, pour employer le langage de COUTAGNE, si fréquents chez les végétaux, chez les Mollusques, les Lépidoptères, etc. ⁽²⁾.

En réalité, comme je l'écrivais il y a une dizaine d'années, tandis que les fluctuations peuvent être comparées à des mouvements graduels d'oscillation de part et d'autre d'une position moyenne, les

(1) Un botaniste dont les recherches originales sur la variation chez les végétaux n'ont pas assez attiré l'attention, A.-T. CARRIÈRE, fait à ce propos une ingénieuse comparaison : « Nous pouvons, dit-il, afin de nous représenter le double effet, l'effet lent et l'effet brusque sous lequel se montre le dimorphisme (ce que nous appellerions aujourd'hui une mutation ditaxique) supposer une horloge à secondes dont on ne verrait que le cadran. Dans ce cas, l'effet continu mais lent, nous serait représenté par le balancier, qui, bien que nous ne le voyons pas, ne s'arrête cependant jamais, et l'effet brusque ou intermittent par chaque saut que feraient les aiguilles, saut qui est la résultante d'une action incessante tellement lente qu'elle n'est point appréciable à nos sens et qui ne se manifeste d'une manière sensible que lorsqu'il y a une certaine quantité de force accumulée ». A. CARRIÈRE, Production et fixation des variétés dans les végétaux (*Revue horticole*, Paris 1868, note 42, p. 71).

(2) Depuis que ces lignes ont été écrites, MAYNARD-M. METCALF a fait remarquer de son côté que les mutations n'ont pas lieu dans un sens *quelconque*, mais qu'elles se produisent seulement dans un nombre *limité* de directions déterminées (sept d'après DE VRIES, treize d'après MAC DOUGAL, dans le cas d'*Ænothera Lamarckiana*) ce qui exclut une origine purement fortuite des *mutantes*. Determinate mutation (*Science*, N.S., vol. XXI, n° 531, p. 355, March 3 1905).

mutations représentent autant d'états d'équilibre stable entre lesquels ne peuvent s'établir des passages continus. Les formes intermédiaires à ces états d'équilibre ne sont pas réalisées explicitement, parce qu'elles ne correspondent pas à des états de stabilité suffisante. Pour me servir d'une comparaison triviale qui fera mieux comprendre ma pensée, *on ne peut monter la moitié ou une fraction quelconque d'une marche d'escalier*. Dans des cas semblables le progrès est forcément discontinu, ou, ce qui revient au même, ne se manifeste que d'une façon discontinue. Mais on ne peut tirer de ces faits aucun argument contre la formation des espèces par sélection naturelle; à plus forte raison ne faut-il pas y chercher la solution unique et complète des problèmes si complexes du transformisme (1).

D'ailleurs, de même que DARWIN n'a jamais nié l'existence et l'importance des mutations qu'il appelait variations singulières (*single variations*), de son côté DE VRIES n'a jamais cherché à ruiner la théorie de la sélection.

Au lieu d'opérer seulement sur les individus en fluctuation, celle-ci opère sur les espèces naissantes, la concurrence vitale s'exerçant entre les mutations et les formes d'où elles procèdent. Comme le fait observer très justement W. HUBRECHT dans l'analyse si claire qu'il a donnée récemment des idées de son compatriote: « *Far from having undermined Darwin's Darwinism, de Vries has completed purified and simplified it* » et ceux-là seuls pensent autrement qui combattent le Darwinisme pour d'autres raisons que des raisons scientifiques et souhaiteraient au fond de leur cœur autant de mal aux démonstrations de DE VRIES et à toutes les autres formes possibles de la théorie de l'évolution (2).

Une autre application intéressante des mathématiques aux sciences morphologiques se présente dans l'étude des formes hybrides. Les lois

(1) A. GIARD. Sur un exemplaire de *Pterodela redicularia* L. à nervation doublement anormale (*Actes de la Soc. Scient. du Chili*, I, V, 1895, p. 21).

(2) « I have purposely insisted on these points, because here and there a tendency seems to prevail to look upon Darwin's views on the origin of species as unsatisfactory and obsolete, and to proclaim the necessity of replacing them by a broad new hypothesis with which the name of de Vries should be coupled. These tendencies are in great favour with those that bear a grudge to the so-called Darwinism for other than scientific reasons, and who in their innermost heart would at the same time like to see a similar fate reserved for de Vries's demonstrations and even for the whole theory of evolution ». A.-A. W. HUBRECHT. Hugo de Vries's theory of mutations (*The Popular Science Monthly*, july 1904, p. 212).

de MENDEL, récemment vérifiées par DE VRIES, TSCHERMAK, CORRENS, BATESON, etc., relèvent en dernier ressort du calcul des probabilités. Il serait hors de propos d'insister plus longuement sur les problèmes nombreux et importants, relatifs à l'hérédité morphologique, dont la solution dépend de l'étude raisonnée de données numériques aussi nombreuses que possible.

De l'ensemble de ces considérations se dégage dès à présent une conséquence d'une remarquable généralité. C'est que les lois naturelles de l'évolution paraissent entrer dans le mouvement qui se manifeste depuis quelque temps pour les lois physiques. Elles prennent de plus en plus le caractère de lois statistiques.

Ainsi guidée par le fil conducteur de la théorie de la descendance, soumise à des mesures précises d'une parfaite rigueur mathématique et contrôlée à chaque instant par la méthode expérimentale, la Morphologie devient chaque jour davantage la science explicative par excellence du monde des êtres organisés. Les phénomènes morphologiques sont la traduction, l'expression tangible, le critérium perceptible des expériences physiologiques, et celles-ci empruntent tout leur intérêt aux manifestations morphologiques qu'elles engendrent.

Avec l'élevage et l'horticulture, le morphologiste devient réellement un créateur. Il l'est encore bien mieux lorsqu'évoquant et groupant en sa pensée les conditions dans lesquelles se sont, au cours des siècles, formés successivement les êtres vivants, il aperçoit le nexus causal qui relie les formes nouvelles à celles qui les ont précédées, et prévoit dans une certaine mesure les transformations, moins étendues sans doute, que pourront subir dans l'avenir les formes actuelles disposant encore d'une certaine plasticité.

Toutefois, en prétendant que le morphologiste joue le rôle de créateur, nous n'entendons pas affirmer qu'il pourrait, comme l'ont parfois demandé avec une exigence ridicule les adversaires de la théorie évolutionniste, transformer *hic et nunc* une espèce animale en une autre espèce par une simple modification de la nourriture et du milieu, et par exemple tirer le Bœuf du Mouton en plaçant ce dernier pendant quelques générations dans des conditions particulièrement favorables. Un pareil résultat serait la négation même de la doctrine darwinienne qui, on le sait, tient le plus grand compte

des modifications accumulées par l'hérédité et fixées d'une façon irrévocable chez les organismes définitivement adaptés.

Ce que le morphologiste peut tenter, et ce qu'il tente en effet, c'est de découvrir et d'analyser les petites variations déterminées par les facteurs primaires et de démêler ainsi comment, par une lente sommation ces variations, d'abord insignifiantes, se sont intégrées pour donner naissance, soit par voie continue soit par une apparente discontinuité, aux caractères beaucoup plus évidents qui séparent les espèces.

Je n'ose même croire, avec quelques hardis pionniers de la science moderne, que la connaissance plus parfaite des autorégulations des organismes nous permettrait peut-être de modifier ces mécanismes automatiques et d'obtenir aussi une variation *rapide* des animaux et des plantes (¹).

Après une série de transformations innombrables dont il nous est possible parfois de retrouver des traces sous formes d'empreintes fossiles dans les entrailles de la terre, la plupart des êtres vivants sont arrivés à un état d'équilibre relativement stable. Ils ont épuisé les disponibilités de ce que j'ai appelé leur *potentiel plastique*, ne peuvent plus effectuer que de faibles oscillations autour d'une position moyenne, et tout changement un peu considérable dans les conditions éthologiques n'est plus susceptible en général d'être compensé par un dispositif nouveau de réactions régulatrices.

Et même pour ceux qui ont encore une réserve d'élasticité plasmatique suffisante pour permettre de nouvelles adaptations, il ne faut pas oublier qu'ils ne peuvent évoluer que dans un certain nombre de directions bien définies, et qu'il y a toujours lieu de tenir compte de deux faits essentiels qui règlent les transformations désormais possible : 1° l'indestructibilité du passé ; 2° l'irréversibilité de l'évolution.

C'est là, pour le dire en passant, que gît toute la difficulté de la question de la génération spontanée ou *abiogenesis*. Si par miracle

(¹) As far as I am aware no one has yet found a method of bringing about a rapid variation in animals or plants. I am inclined to believe that this failure is at least partly due to the existence of mechanism of regularisation. We again meet with two possibilities : we shall either succeed by a series of continued slight changes in one and same form in bringing about a large transformation from the original form, or we shall obtain the result that in each form the possibility of evolutions is limited and that at a certain point the constancy of a species is reached ». J. LÆB, The limitation of biological research (*Univ. of California Publications : Physiology*, vol. I, n° 5, oct. 1903).

nous arrivons à produire avec de la matière non vivante un être vivant aussi simple qu'on puisse l'imaginer, cet être nouveau serait certainement différent de toutes les espèces actuellement existantes, car celles-ci ont un passé que l'autre n'aurait pas et elles portent dans leur organisme, si rudimentaire qu'on le suppose, la trace de toutes les actions auxquelles ont été soumis leurs ancêtres.

On peut même affirmer que les Monères hypothétiques dont on provoquerait la formation par abiogénèse diffèreraient de celles qui ont pris naissance autrefois par le même processus. Outre que les conditions de milieu dans lesquelles elles apparaîtraient seraient nécessairement différentes, les matières organiques complexes qui serviraient à leur formation auraient aussi leur histoire, et tout nous porte à penser que les propriétés des corps bruts comme celles des êtres vivants sont dans une certaine mesure fonction de leurs antécédents. Comme l'a dit très justement BERTHOLD : le protoplasma a une structure historique ⁽¹⁾.

Ainsi s'explique aussi pourquoi il existe encore aujourd'hui des formes vivantes très vieilles, mais non évoluées, parce qu'elles n'ont plus de potentiel plastique disponible et qu'elles périraient plutôt que de se transformer.

Ainsi s'explique encore combien il est vain d'espérer, par des conditions spéciales de milieu, élever à un degré supérieur les formes relativement inférieures de l'animalité, et combien il est inutile de chercher à modifier physiquement ou moralement dans un sens voulu des races considérées à tort ou à raison comme relativement inférieures mais en tout cas autrement différenciées. L'évolution n'est pas réversible, et on ne peut par aucun procédé faire remonter un être vivant vers le point où il est séparé de son phylum originel pour lui faire suivre ensuite une voie différente de celle qu'il avait primitivement adoptée ⁽²⁾.

(1) G. BERTHOLD. Studien ueber d. Protoplasmamechanick, Leipzig 1886.

(2) La généralité des processus pœcilogoniques montre l'instabilité de l'évolution. Or, d'après BRILLOUIN, l'irréversibilité s'introduit en Mécanique rationnelle avec l'instabilité. L'irréversibilité, qui est le caractère presque universel des phénomènes naturels réalisés en un temps fini, n'est nullement une objection contre l'explication mécanique (Mécanique du XIX^e siècle ou Mécanique plus générale que nous fait entrevoir l'Electromagnétisme) du monde physico-chimique. Partout où l'on introduit actuellement pour aboutir à une théorie numérique, des viscosités ou des frottements, une analyse

Mais les limites imposées par la nature à notre science ne doivent pas nous empêcher d'en admirer la grandeur et d'en constater le prodigieux développement.

Il ne faut jamais douter du progrès. Il y a près de trente ans, au cours d'une leçon sur les premières phases du développement de l'œuf animal, je disais non sans regret : « La Morphodynamique soupçonnée par LAMARCK, à peine abordée par quelques rares biologistes, est un territoire scientifique que la plupart des naturalistes de nos jours ne verront que comme Moïse vit la Terre promise, seulement de loin, et sans pouvoir y entrer » (1).

Mes espérances ont été largement dépassées par la réalité. Sous les noms de Mécanique embryologique (*Entwicklungsmechanik*), de Biomécanique, de Biométrie, etc., les terres nouvelles vers lesquelles au début de ma carrière j'orientais mon voyage d'exploration scientifique ont été en partie reconnues et défrichées par de jeunes et vaillants investigateurs. Le progrès scientifique suit une progression dont la raison va sans cesse en croissant. Tel un fleuve aux eaux impétueuses, grossi par les apports de nombreux affluents dont il effectue la synthèse, la Morphologie déploie majestueusement son cours et les délicieuses sensations esthétiques que nous procure la contemplation des êtres organisés sont la moindre récompense de nos peines et de nos efforts persévérants.

Pour réaliser une œuvre d'art, que de collaborateurs anonymes viennent en aide au peintre ou au sculpteur ! L'artisan qui tisse la

plus approfondie fera reconnaître et étudier des instabilités d'équilibre moléculaire, (MARCEL BILLOUX, Notice sur les travaux scientifiques, 1904, p. 19-20).

Depuis une dizaine d'années, dans plusieurs travaux d'une importance capitale, L. DOLLO a insisté en l'appuyant de faits très démonstratifs sur le principe de l'irréversibilité de l'évolution. Cette idée si féconde n'a pas été accueillie comme elle aurait dû l'être par les naturalistes philosophes. L. ERRERA l'a même critiquée d'une façon assez inconsidérée. On s'étonne qu'un esprit d'ordinaire aussi avisé n'ait pas compris que les retours ataviques très réels souvent constatés chez les êtres vivants et, à fortiori, les pélories dont la signification est encore douteuse ne constituent pas des arguments contre le principe d'irréversibilité. Il peut réapparaître par atavisme chez certains de nos contemporains des formes intellectuelles rappelant celles des siècles anciens, les cerveaux qui les présentent n'en sont pas moins histologiquement des cerveaux du XX^e siècle. Les chevaux redevenus sauvages dans les pampas de l'Argentine ne rappellent qu'imparfaitement le cheval primitif. Ce n'est pas seulement en Pathologie qu'on doit déclarer impossible toute *restauratio ad integrum* (Voir L. ERRERA, *Revue de l'université de Bruxelles*, VII, juin-juillet 1903).

(1) A. GIARD, Cours de Zoologie (*Bull. Sc. Fr. et Belg.*, t. VIII, 1876, p. 258).

toile, le carrier qui fournit la pierre ont leur part de mérite dans le résultat final, et nous leur devons aussi une part de reconnaissance. Il en est de même dans nos sciences de la nature où chaque jour s'impose de plus en plus entre tous les travailleurs une étroite solidarité. Les diverses branches de la Biologie sont reliées entre elles comme nous l'avons vu par des liens multiples et enchevêtrés, et une branche spéciale telle que la Morphologie dépend non seulement du progrès des rameaux voisins mais aussi du développement des autres sciences, même de celles en apparence les plus éloignées.

La spécialisation qui devient forcément de plus en plus intense rend aussi plus désirables les efforts synthétiques et la coordination des résultats.

Souhaitons donc que, dans un avenir prochain, une organisation collectiviste du travail intellectuel remplace l'état anarchique qui existe aujourd'hui et qui absorbe inutilement tant d'activités dont on pourrait faire un meilleur emploi en les hiérarchisant et les dirigeant vers un but commun ⁽¹⁾.

La solidarité scientifique doit être la préface et le modèle, de la solidarité sociale.

(1) Le seul énoncé de ce vœu m'a valu des critiques auxquelles il serait bien facile de répondre mais qui prouvent surtout combien certains esprits méconnaissent encore les nécessités de l'heure présente. L'idée n'est cependant pas absolument nouvelle et plusieurs hommes de science l'ont déjà émise dans leurs écrits. Un de ceux qui l'ont formulée le plus nettement, F.-W. CLARKE, s'exprime dans les termes suivants auxquels je ne puis qu'adhérer complètement :

« So far the investigators have been a mob of individuals ; they need to be organized into an army.

» Collective work, cooperative research, is now demanded, and the men who have hitherto toiled separately should learn to pull together. Ten men, working on a common plan, in touch with one another, can accomplish more in a given time than a hundred solitaires. The principles at issue are well understood ; the methods of research are well established but the organizing power has not yet appeared. Shall this be a great institution for research, able to take up the problems which are too large for individuals to handle, or a voluntary cooperation between men who are unselfishly inclined to attempt the work ? This question I cannot answer ; doubtless it will solve itself in time ; but I am sure that a method of collective investigation will be found sooner or later, and that then the advance of exact knowledge will be more rapid than ever before ».

F.-W. CLARKE, The atomic theory. Wilde lecture (*Memoirs and Proceedings of the Society Manchester*, Vol. 47, Part. IV, n° 11, 29 mai 1903. Smithsonian Report, 1903, p. 262).



LA LANGUE DES OISEAUX ⁽¹⁾

ÉTUDE DE MYOLOGIE COMPARATIVE

PAR

JOSEPH CHAINE

DOCTEUR ÈS-SCIENCES, PRÉPARATEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BORDEAUX

(Planche VII)

La musculature de la langue des Oiseaux présente deux sortes de formations bien distinctes que nous désignerons sous les noms de *muscles extrinsèques* et de *muscles intrinsèques* ou *muscles propres*, ces derniers ayant été, jusqu'ici, méconnus chez le plus grand nombre de ces Vertébrés.

Nous entendons par muscles extrinsèques ceux qui s'insèrent, d'une part, sur l'entoglosse et, d'autre part, sur une partie voisine du squelette : mandibule, corps de l'hyoïde, cornes de l'hyoïde ; et par muscles intrinsèques ceux qui prennent naissance sur l'entoglosse et qui se terminent sur la partie profonde de la muqueuse buccale. Les premiers de ces muscles se rencontrent chez tous les Oiseaux, les autres n'existent que chez quelques rares espèces.

Nous décrirons d'abord les muscles extrinsèques, puis ensuite les muscles intrinsèques. Pour les premiers, après un court aperçu sur leurs rapports réciproques, suivi de leur synonymie, nous donnerons la description des principaux types de langue, au point de vue de la myologie, et nous terminerons par une revue générale des dispositions qu'affecte chacun de ces muscles.

(1) Travail du Laboratoire d'Anatomie comparée et d'Embryogénie de la Faculté des Sciences de Bordeaux.

MUSCLES EXTRINSÈQUES.

A. — GÉNÉRALITÉS ET SYNONYMIE.

La forme, la manière d'être générale, les rapports réciproques des muscles extrinsèques de la langue des Oiseaux sont assez constants ; seul, le nombre de ces organes varie avec les espèces. Ce sont, de chaque côté, le *génio-glosse*, le *cérato-glosse*, l'*hyo-glosse droit* et l'*hyo-glosse oblique*. Ces muscles, comme d'ailleurs toutes les autres formations similaires, ont reçu des auteurs une foule de dénominations ; parmi celles-ci, nous choisissons celles qui semblent le mieux convenir.

Tous ces muscles sont situés sur la face ventrale de la langue.

Le *génio-glosse* va de la symphyse de la mandibule à la partie postérieure de l'entoglosse ; il est donc situé en avant. — Tous les autres muscles sont localisés à la partie postérieure de la langue. Le *cérato-glosse*, charnu en arrière, tendineux en avant, prend ses insertions sur la première portion de la corne de l'hyoïde et sur la face ventrale de l'entoglosse. — Sur la face dorsale du *cérato-glosse*, entre ce muscle et les squelettes hyoïdien et lingual, se trouvent les deux muscles *hyo-glosses* qui prennent, l'un et l'autre, leurs insertions postérieures sur le corps de l'hyoïde ; de ces insertions, l'*hyo-glosse droit* se dirige d'arrière en avant pour aboutir à la face ventrale de l'entoglosse où il se fixe, tandis que l'*hyo-glosse oblique* va obliquement de dedans en dehors vers la corne postérieure de l'entoglosse. L'*hyo-glosse droit* est antérieur par rapport à l'*hyo-glosse oblique*.

Tous ces muscles sont innervés par des rameaux du nerf hypoglosse.

Les quatre muscles que nous venons de décrire sommairement ne coexistent pas toujours ensemble dans toutes les espèces ; deux d'entre eux, le *génio-glosse* et l'*hyo-glosse droit* peuvent faire défaut, les deux autres, le *cérato-glosse* et l'*hyo-glosse oblique* étant toujours présents. Il en résulte quatre types différents de langue :

1^{er} TYPE. — Le *génio-glosse*, le *cérato-glosse*, l'*hyo-glosse droit* et l'*hyo-glosse oblique* sont présents ;

2^e TYPE. — Le cérato-glosse, l'hyo-glosse droit et l'hyo-glosse oblique sont présents ; le génio-glosse fait défaut ;

3^e TYPE. — Le génio-glosse, le cérato-glosse et l'hyo-glosse oblique existent ; l'hyo-glosse droit fait défaut ;

4^e TYPE. — Le cérato-glosse et l'hyo-glosse oblique sont seuls présents ; le génio-glosse et l'hyo-glosse droit font défaut.

Les muscles de la langue des Oiseaux ont reçu des auteurs différents noms :

Le GÉNIO-GLOSSE a été appelé *génio-glosse* par NITZSCH ; — *mylo-glosse* par DUVERNOY.

Le CÉRATO-GLOSSE a reçu les noms de *cérato-glosse* de CUVIER, DUVERNOY ; *cerato-glossus* de GADOW, KUTORGA, TIEDEMANN, WATSON ; — *cerato-glossus inferior* ou *basioglossus lateralis und superior* de NITZSCH ; — hyo-glosse de GERVAIS et ALIX ; — *basioglossi inferiores et superiores* de KUTORGA ; — *Grund — Zungenmuskel* (*basio-glossus*) de GURLT ; — *Griffel-oder Zungenbein-Zungenmuskel* (*stylo-hyoïdeus*) de GURLT.

L'HYO-GLOSSE DROIT a été dénommé *hyo-glosse droit* par CUVIER, DUVERNOY ; — *hyoglossi anterior* ou *rectus* par TIEDEMANN ; — *hypoglossus rectus* par GADOW, NITZSCH ; — *musculi linguales inferiores* par KUTORGA ; — *Zungenbeuger* par MECKEL.

L'HYO-GLOSSE OBLIQUE a été appelé *hyoglossus obliquus* ou *parvus* par GURLT, TIEDEMANN ; — *hyo-glosse transverse* par CUVIER, DUVERNOY ; — *hypoglossus obliquus* par GADOW, NITZSCH ; — *hyoïdien transverse* par GERVAIS et ALIX ; — *transverse hyoïd muscle* par WATSON ; — *Heber der Zunge* par MECKEL.



B. — DESCRIPTION DES ESPÈCES

1^{er} Type. — LE GÉNIO-GLOSSE, LE CÉRATO-GLOSSE, L'HYO-GLOSSE DROIT ET L'HYO-GLOSSE OBLIQUE SONT PRÉSENTS.

Ce premier type est réalisé chez l'Edicnème criard (*Edicnemus crepitans* TEMM.) (1). Chez cet Echassier, la constitution de la langue est la suivante :

Le *génio-glosse* est constitué par une mince bandelette musculaire, d'une largeur constante, qui prend son insertion antérieure près de la symphyse de la mandibule et qui, de là, s'étend d'avant en arrière, presque parallèlement à l'axe de la région, jusqu'à la partie postérieure de l'entoglosse. A ce niveau, ce muscle s'élargit en éventail et se fixe sur le bord externe de la corne postérieure de l'entoglosse. En avant, près de la symphyse, les deux génio-glosses sont accolés; ils divergent ensuite, progressivement, d'avant en arrière.

Le *cérato-glosse* prend naissance, en arrière, sur la première portion de la corne hyoïdienne, où il s'insère par des fibres charnues; cette insertion a lieu sur les faces externe et dorsale de la corne. Le muscle s'allonge en avant en fuseau et se continue par un tendon long, mince, mais résistant, qui va se fixer sur la face ventrale de l'entoglosse, au niveau d'une proéminence assez forte placée sur la crête limitant la gouttière médiane de cette pièce squelettique.

L'*hyo-glosse droit* est un muscle très rudimentaire, réduit à quelques fibres seulement; il est entièrement logé, avec son congénère, dans la gouttière de l'entoglosse. Il prend ses insertions, en arrière, sur le corps de l'hyoïde, en avant, sur la face ventrale de l'entoglosse. Les deux hyo-glosses droits ne sont jamais soudés entre eux.

L'*hyo-glosse oblique* est, au contraire, très développé; la direction de ses fibres est à peu près transversale et il s'insère sur la face ventrale du corps de l'hyoïde et sur le bord interne et la face ventrale

(1) Dans cette espèce, l'hyo-glosse droit, caché dans la gouttière de l'entoglosse, est peu visible. Aussi, bien que prenant la langue de cet Oiseau comme sujet de notre description, avons-nous préféré dessiner celle de l'Aigle où tous les muscles sont parfaitement visibles (Pl. 7, fig. 1).

de la corne postérieure de l'entoglosse. Les deux hyo-glosses obliques sont contigus au niveau de leurs insertions hyoïdiennes, et semblent se continuer sans ligne de démarcation bien nette, de façon à prendre l'aspect d'un muscle impair et médian.

Il existe une disposition analogue à celle de l'Ædicnème criard (*Ædicnemus crepitans* TEMM.) chez les Rapaces et les Pigeons que nous avons étudiés : Aigle impérial (*Aquila imperialis* BECHST.), Épervier ordinaire (*Accipiter nisus* L.), Faucon cresserelle (*Falco tinnunculus* L.), Effraye commune (*Strix flammea* L.), Colombe ramier (*Columba palumbus* L.), Tourterelle vulgaire (*Turtur auritus* RAY.), Pigeon bizet (*Columba livia* BRISS.).

Il est cependant à signaler que les hyo-glosses droits de l'Aigle impérial et du Faucon cresserelle sont bien développés, larges et qu'ils recouvrent une grande partie de l'entoglosse. Ceux de l'Effraye commune sont, au contraire, rudimentaires et ne prennent leurs insertions que sur l'entoglosse, aussi bien les postérieures que les antérieures, chez cette espèce, ce muscle n'est donc plus en rapport avec le corps de l'hyoïde ; l'insertion postérieure de l'hyo-glosse droit de l'Effraye commune commence juste au point où termine le cérato-glosse. — Les hyo-glosses obliques du Faucon cresserelle sont peu développés et non contigus.

Les muscles de la langue du Goéland brun (*Larus fuscus* L.) et du Goéland cendré (*Larus canus* L.) rappellent également ceux de l'Ædicnème criard (*Ædicnemus crepitans* TEMM.) ; il n'y a de différences notables que pour les hyo-glosses droits. La moitié antérieure de ces muscles cesse d'être musculaire et se transforme en un tendon d'insertion fort, résistant et d'aspect nacré ; les tendons des deux muscles se soudent de manière à constituer une formation unique qui va se fixer sur la face ventrale de l'entoglosse.

La disposition réalisée chez le Pingouin (*Alca torda* L.) ne diffère de celle de l'Ædicnème criard (*Ædicnemus crepitans* TEMM.) que par la constitution particulière du cérato-glosse.

Comme dans les cas précédents, le cérato-glosse se fixe toujours en arrière, et de la même façon, sur la première portion de la corne hyoïdienne et se continue également en avant par un tendon mince et résistant. Mais ce dernier, au lieu de s'insérer directement sur

la face ventrale de l'entoglosse, s'élargit beaucoup et constitue un faisceau antérieur mi-musculaire, mi-tendineux; il en résulte la formation d'un deuxième ventre et le muscle prend ainsi un aspect digastrique. Ce ventre antérieur est renforcé par un certain nombre de fibres musculaires provenant de l'hyo-glosse droit, de sorte que les deux muscles sont soudés l'un à l'autre à ce niveau et que leurs insertions antérieures sont communes.

Le *Chrysotis amazone* (*Chrysotis amazonica* L.) (Pl. 7, fig. 2 et 3) se range aussi dans ce premier type de langue par le nombre des muscles, mais ceux-ci présentent une constitution particulière qui nécessite une description spéciale.

Le génio-glosse est semblable à celui de l'*Edicnème criard* (*Edicnemus crepitans* TEMM.); il est seulement plus large et séparé de son congénère sur toute son étendue. Les deux génio-glosses sont réunis entre eux par une très mince aponévrose qui double la muqueuse buccale.

Le cérato-glosse est très développé et divisé en trois faisceaux, dont deux sont situés sur la face ventrale de la langue, le troisième est dorsal; c'est le seul cas où j'ai rencontré un muscle de la langue situé sur la face dorsale de cet organe (les auteurs, du reste, ne signalent aucun faisceau qui puisse lui être homologué). Ces trois faisceaux se distinguent fort bien les uns des autres par leur forme, leurs dimensions et par la direction de leurs fibres, qui est sensiblement différente.

Le faisceau ventral inférieur (fig. 2), très développé, rappelle assez bien un cérato-glosse ordinaire dont il ne diffère que par un tendon antérieur excessivement court.

L'autre faisceau ventral (fig. 3) est situé entre le précédent et les squelettes hyoïdien et lingual; il consiste en une couche musculaire, à fibres longitudinales, un peu plus large en avant qu'en arrière. Il s'insère, en arrière, sur le bord externe et la face ventrale de la région proximale de la corne hyoïdienne, et, en avant, sur le sommet et le bord interne de la corne postérieure de l'entoglosse, ainsi que sur la face ventrale du corps de l'hyoïde. Toutes ces insertions sont charnues. C'est à cette portion du muscle que NITZSCH a donné le nom de *basio-glosse*.

Le faisceau dorsal du cérato-glosse va de la portion proximale de la corne de l'hyoïde à l'entoglosse; ses insertions, charnues, se font sur la face dorsale de ces pièces squelettiques.

L'hyo-glosse droit est un tout petit muscle ne consistant qu'en une mince bandelette de $1\frac{m}{m}$ à $1\frac{m}{m} \frac{1}{2}$ de largeur, très séparée de sa congénère.

L'hyo-glosse oblique possède ses caractères ordinaires ; il est très développé et ses fibres sont sensiblement obliques d'avant en arrière (cas très rare).

Chez l'Autruche (*Struthio camelus* L.) (Pl. 7, fig. 8, 10 et 12), le muscle génio-glosse présente un développement tout à fait anormal. Il consiste en une large couche musculaire, peu épaisse, qui recouvre à peu près la moitié correspondante du plancher buccal. Sur toute leur longueur, les deux génio-glosses sont contigus mais non soudés.

Le génio-glosse s'insère, en avant, par l'intermédiaire d'une lame aponévrotique, sur la face externe de la mandibule dans le voisinage de la symphyse. En arrière, les insertions sont tout à fait spéciales : les fibres moyennes et latérales s'attachent sur les faces externe et ventrale de la corne hyoïdienne et se prolongent même assez loin en arrière, le long de cette corne. Les fibres internes des deux muscles se fusionnent en un faisceau unique qui se recourbe en avant (fig. 8) et se fixe sur le corps de l'hyoïde et sur la face ventrale de l'entoglosse.

Le cérato-glosse est beaucoup plus réduit ; il est musculaire sur toute son étendue et possède les insertions que l'on rencontre normalement chez toutes les espèces. Ce muscle est intimement uni, sur toute sa longueur, avec l'hyo-glosse droit (fig. 10) qui présente ses insertions normales sur le corps de l'hyoïde et sur l'entoglosse. Ces deux muscles ne peuvent être distingués l'un de l'autre que par leurs points d'attache. Aussi l'hyo-glosse droit est-il considéré, par tous les auteurs, comme faisant défaut chez l'Autruche.

L'hyo-glosse oblique est très réduit et ne présente rien de particulier. Il affecte une direction transversale. Bien des auteurs ont nié l'existence de ce muscle chez cet être.

2^e Type. — LE CÉRATO-GLOSSE, L'HYO-GLOSSE DROIT ET L'HYO-GLOSSE OBLIQUE SONT PRÉSENTS ; LE GÉNIO-GLOSSE FAIT DÉFAUT.

Ce type est réalisé chez le Dindon domestique (*Meleagris gallopavo domestica* L.) (Pl. 7, fig. 4), le Faisan commun (*Phasianus*

colchicus L.), la Perdrix grise (*Sterna cinerea* Bp.), la Perdrix rouge (*Perdix rubra* BRISS.), le Lagopède muet (*Lagopus mutus* LEACH), la Poule domestique (*Gallus gallinaceus* PALL.), le Pélidne variable (*Pelidna variabilis* STEPH.).

Le *cérato-glosse* présente le même aspect que chez l'Édienème criard (*Edicnemus crepitans* TEMM.), nous ne reviendrons donc pas sur cette description ; nous ajouterons simplement que la longueur du tendon antérieur est assez variable, elle atteint le tiers de la longueur totale du muscle chez le Dindon, la moitié chez le Faisan commun, etc.

L'*hyo-glosse droit* possède les mêmes insertions et le même aspect que dans les cas précédents. Seulement, ici, ce muscle est assez développé, particulièrement chez la Perdrix grise. L'insertion antérieure se fait vers le milieu de l'entoglosse, au niveau d'une apophyse où aboutit également le *cérato-glosse*. Les deux *hyo-glosses* droits sont contigus sur toute leur longueur mais non soudés entre eux. — Chez le Lagopède muet (*Lagopus mutus* LEACH), l'*hyo-glosse* droit est très réduit et uni à son congénère sur une partie de sa longueur ; chez la Poule (*Gallus gallinaceus* PALL.), ce muscle est tendineux en avant.

L'*hyo-glosse oblique* a une forme rectangulaire et possède d'assez petites dimensions. Ses fibres ont une direction très oblique de dedans en dehors, sauf chez la Perdrix rouge (*Perdix rubra* BRISS.) et la Perdrix grise (*Sterna cinerea* Bp.), où elles sont transversales. Les insertions, toujours charnues, sont les mêmes que dans le type précédent. Les deux *hyo-glosses* obliques sont contigus, sauf chez le Faisan commun (*Phasianus colchicus* L.) où ils sont très distants l'un de l'autre. Chez le Lagopède muet (*Lagopus mutus* LEACH), l'*hyo-glosse* oblique a une direction de fibre presque antéro-postérieure.

Une disposition analogue à celle qui précède se rencontre chez la Foulque noire (*Fulica atra* L.) et le Harle huppé (*Mergus serrator* L.), avec certaines modifications concernant les muscles *hyo-glosses*.

Les *hyo-glosses* droits ne prennent aucune insertion sur le corps de l'hyoïde ; par leurs deux extrémités, ils se fixent sur la face ventrale de l'entoglosse. L'insertion postérieure de ces muscles com-

menee aux points où se terminent les cérato-glosses, ils semblent donc prolonger ces derniers.

Les hyo-glosses obliques ont une direction à peu près longitudinale ; ils s'insèrent sur toute la longueur du corps de l'hyoïde et sont séparés l'un de l'autre par la crête osseuse qui suit la ligne médiane de cet os.

La direction des fibres des muscles hyo-glosse droit et hyo-glosse oblique du Canard domestique (*Anas boschas domestica* L.) (Pl. 7, fig. 7) est longitudinale. Ces deux muscles sont en ligne droite, dans le prolongement l'un de l'autre ; ils ne sont séparés que par un court intervalle et semblent ainsi ne constituer qu'un même muscle, légèrement étranglé vers sa région moyenne. Comme chez la Foulque noire (*Fulica atra* L.) et le Harle huppé (*Mergus serrator* L.), l'hyo-glosse droit ne prend ses insertions que sur l'entoglosse. L'hyo-glosse oblique dont l'insertion postérieure, charnue, a lieu sur toute la longueur de la face ventrale du corps de l'hyoïde, se continue en avant par un petit tendon qui se fixe sur la face dorsale de l'entoglosse, vers sa région postérieure, au niveau d'une apophyse que cet os forme à ce niveau.

Le tendon du cérato-glosse du Canard est très long et se fixe à la partie postérieure de l'entoglosse.

Certains muscles de la langue du Guillemot troile (*Uria troile* L.) possèdent des caractères spéciaux que nous avons déjà décrits séparément chez d'autres Oiseaux.

C'est ainsi que le cérato-glosse est digastrique comme celui du Pingouin (*Alca torda* L.), mais il en diffère en ce que son ventre antérieur ne reçoit pas de fibres de renforcement de l'hyo-glosse droit. Quant à ce dernier muscle, il est identique à celui des Goélands, il est seulement beaucoup plus réduit.

Rien de particulier à signaler pour l'hyo-glosse oblique.

3^e Type. — LE GÉNIO-GLOSSE, LE CÉRATO-GLOSSE ET L'HYO-GLOSSE OBLIQUE EXISTENT ; L'HYO-GLOSSE DROIT FAIT DÉFAUT.

C'est le cas de la Huppe (*Upupa epops* L.) (Pl. 7, fig. 5).

Chez cet Oiseau, le *génio-glosse* est semblable à celui des espèces du 1^{er} type ; le *cérato-glosse* est également normal. L'*hyo-glosse*

oblique, rudimentaire, est oblique en avant et en dehors ; il s'insère sur la face ventrale du corps de l'hyoïde, près de son extrémité postérieure et, en avant, sur le bord interne de la corne postérieure de l'entoglosse.

Même disposition chez l'Euplecte franciscain (*Euplectes franciscana* SWAINS.).

Chez le Courlis corlieu (*Numenius minor* L.), le génio-glosse présente une disposition spéciale, il est tendineux dans sa moitié antérieure. Quant au cérato-glosse, il est digastrique comme celui du Guillemot troile (*Uria troile* L.), (Pl. 7, fig. 6).

Chez le Fou de Bassan (*Sula bassana* BRISS.), (Pl. 7, fig. 11), la langue est très réduite, elle ne consiste qu'en une proéminence rudimentaire située sur le plancher de la bouche, un peu en avant de l'orifice de la trachée artère. Au sein de cette proéminence se trouve un petit cartilage arqué, à concavité inférieure, qui représente l'entoglosse.

Les muscles génio-glosses qui font défaut chez la plupart des Oiseaux sont ici très développés. Ils sont longs, forts et unis sur toute leur longueur.

Les cérato-glosses ont un aspect et un développement qui rappellent ceux des autres Oiseaux.

Les hyo-glosses obliques sont unis en un seul faisceau très petit, situé sur la ligne médiane de la langue. Ils s'insèrent en arrière sur le bord antérieur du corps de l'hyoïde, et, en avant, sur la face inférieure de l'entoglosse. Ce muscle, par son aspect, rappelle à s'y méprendre un hyoglosse droit, ce n'est que par comparaison avec ce qui se présente ailleurs que l'on peut penser que c'est bien là un hyo-glosse oblique. Des auteurs, entre autres H. MILNE-EDWARDS, ont méconnu ce muscle.

4^e Type. — LE CÉRATO-GLOSSE ET L'HYO-GLOSSE OBLIQUE EXISTENT ; LE GÉNIO-GLOSSE ET L'HYO-GLOSSE DROIT FONT DÉFAUT.

Cette disposition se présente chez le plus grand nombre des Passereaux : Geai ordinaire (*Garrulus glandarius* L.), (Pl. 7, fig. 7),

Corneille (*Corvus corone* L.), Etourneau commun (*Sturnus vulgaris* L.), Lorient jaune (*Oriolus galbula* L.), Calfat (*Padda oryzivora* L.), Tangara septicolor (*Calliste tatua* L.), Pipi farlouse (*Anthus pratensis* L.), Grive ordinaire (*Turdus musicus* L.), Capucin à tête noire (*Munia sinensis* BL.), Chardonneret (*Carduelis elegans* STEPH.), Serin des Canaries (*Serinus canarius* KOCH.), Martin-pêcheur vulgaire (*Alcedo hispidula* L.). J'ai également rencontré une disposition identique chez les Plongeurs : Plongeur imbrin (*Colymbus glacialis* L.), Plongeur cat-marin (*Colymbus septentrionalis* L.), Plongeur lunne (*Colymbus arcticus* L.)

Chez toutes ces espèces, le *cérato-glosse* est semblable à celui des autres types avec quelques légères modifications spécifiques sans aucune importance. Il est cependant à signaler que, chez le Serin, ce muscle a un développement incomparablement plus grand que chez les autres espèces ; le tendon est long, gros et se prolonge très loin en arrière sur la face externe de la portion musculaire. Quant à celle-ci, elle est puissante et entoure entièrement, sur toutes ses faces, la corne de l'hyoïde.

L'*hyo-glosse oblique* est presque toujours très développé ; chez le Pipi farlouse, il est assez grêle, mais beaucoup plus long que chez les autres espèces. Généralement les deux hyo-glosses obliques sont unis l'un à l'autre au niveau de la ligne médiane de la région ; chez quelques espèces, comme le Martin-pêcheur, les deux muscles ne sont pas en contact.

Chez le Plongeur cat-marin, il existe quelques fibres musculaires qui pourraient représenter un hyo-glosse droit.

Une disposition identique à celle qui précède existe chez le Grèbe castagneux (*Podiceps minor* LATH.), l'Engoulevent commun (*Caprimulgus europaeus* L.), l'Hirondelle de cheminée (*Hirundo rustica* L.). Chez ces êtres, l'hyo-glosse oblique a une direction nettement antéro-postérieure, de sorte qu'au premier abord ce muscle pourrait être pris pour un hyo-glosse droit ; ces deux formations se différencient par leurs insertions, l'hyo-glosse oblique se fixant toujours sur les cornes de l'entoglosse.

Chez certains Picidés, Gécine vert (*Gecinus viridis* L.), Pic épeiche (*Picus major* L.), Pic épeichette (*Picus minor* L.), nous

avons observé une disposition tout à fait spéciale qui semble différer de tout ce que nous avons décrit jusqu'ici. — Il n'existe que deux muscles qui, l'un et l'autre, ont l'aspect et les insertions d'un cératoglosse normal, on dirait que ces êtres possèdent deux génio-glosses parfaitement développés.

C. — RÉSUMÉ GÉNÉRAL

GÉNIO-GLOSSE. — Le muscle ne se rencontre que chez quelques espèces. NRTZSCH pensait qu'il devait exister chez beaucoup d'autres Oiseaux que chez les Perroquets, les seuls chez lesquels on avait, jusqu'alors, décrit ce muscle ; nous l'avons, en effet, rencontré chez l'Edicnème criard (*Edicnemus crepitans* TEMM.), tous les Pigeons et tous les Rapaces que nous avons étudiés et enfin chez quelques Passereaux parmi lesquels nous citerons l'Euplecte franciscain (*Euplectes franciscana* SWAINS.). Chez beaucoup d'espèces, il a été méconnu, car il est très faible et souvent réduit seulement à quelques fibres.

Partout, sauf chez l'Autruche (*Struthio camelus* L.), il consiste en une mince bande musculaire, sensiblement parallèle à la ligne médiane de la région. Ses insertions sont constantes ; en avant, elles se font sur la face interne de la mandibule, dans le voisinage de la symphyse ; en arrière, sur le bord externe de l'entoglosse, le plus souvent au niveau des cornes postérieures de cette pièce. Chez l'Autruche, le génio-glosse est très développé et s'étend sur toute la largeur du plancher buccal, ses insertions postérieures sont très étendues et se font sur le corps et la corne de l'hyoïde, et sur l'entoglosse (voir la description de ce muscle, page 493).

Le génio-glosse est généralement musculaire sur toute son étendue ; cependant chez le Courlis corlieu (*Numenius minor* L.), il est tendineux en avant.

Les deux génio-glosses sont généralement contigus dans leur région antérieure et le plus souvent séparés en arrière ; chez le Fou de Bassan, ils sont soudés sur toute leur longueur, et réunis entre eux par une aponévrose chez les Perroquets.

Cérato-glosse. — Ce muscle ne fait défaut chez aucune espèce et partout, sauf quelques exceptions, il présente les mêmes carac-

tères avec seulement des différences dans les rapports des dimensions de ses parties constituantes. Toujours il est musculaire en arrière et tendineux en avant ; il s'insère sur la première portion de la corne hyoïdienne et sur la face inférieure de l'entoglosse.

Les exceptions sont les suivantes :

Chez les Perroquets (voir page 492), le cérato-glosse est divisé en trois portions très distinctes l'une de l'autre, dont deux ventrales et une dorsale, cette dernière n'étant représentée dans aucun autre groupe.

Chez le Guillemot troile (*Uria troile* L.), le Courlis corlieu (*Numenius minor* L.), le cérato-glosse est nettement digastrique, c'est-à-dire que le muscle est divisé en deux portions charnues par un tendon intermédiaire ; la portion postérieure se fixe sur la corne hyoïdienne, la portion antérieure sur l'entoglosse. Les auteurs ont signalé le même fait chez la Grue. Il est à remarquer que chez ces espèces le muscle hyo-glosse droit fait défaut.

Chez le Pingouin (*Alca torda* L.), le cérato-glosse a également une forme digastrique, mais le ventre antérieur est soudé à l'hyo-glosse droit sur une longueur qui correspond aux trois quarts de celle de ce dernier muscle et leurs insertions antérieures sont communes.

Enfin, chez l'Autruche (*Struthio camelus* L.), les deux muscles sont entièrement fusionnés et reconnaissables seulement à leurs insertions spéciales.

L'ensemble de ces derniers faits montre, d'une façon nette, qu'il existe une parenté étroite entre les muscles cérato-glosse et hyo-glosse droit et cela d'autant mieux qu'ils ont la même innervation ; ils dériveraient donc l'un et l'autre d'une même masse embryonnaire par clivage longitudinal. Du reste, ces déductions sont en complet accord avec nos observations embryogéniques.

Il est donc probable que, dans les cas où le cérato-glosse est digastrique, le ventre antérieur représente l'hyo-glosse droit qui est toujours absent. CUVIER, du reste, pensait déjà qu'il pouvait en être ainsi chez la Grue où « l'hyo-glosse droit s'unirait au tendon du cérato-glosse et confondrait son action avec la sienne », or, nous savons que le cérato-glosse de la Grue est digastrique. Dans ces cas, l'hyo-glosse droit ne se serait pas séparé du cérato-glosse et n'aurait pas acquis ses insertions postérieures ; c'est l'opinion que nous

avons précédemment émise ⁽¹⁾. Le Courlis corlieu (*Numenius minor* L.) vient encore attester cette manière de voir, en constituant un important état de passage; chez beaucoup de sujets de cet Echassier (nous avons eu à disséquer plusieurs de ces Oiseaux), quelques fibres du ventre antérieur se fixent sur l'entoglosse, tandis qu'ordinairement il en est complètement distinct; cette disposition rappelle alors en tous points celle du Pingouin (*Alca torda* L.).

Hyo-glosse droit. — Généralement rudimentaire, ce muscle ne prend que rarement un assez fort développement: Gallinacés, Aigle impérial (*Aquila imperialis* BECHST.), Faucon cresserelle (*Falco tinnunculus* L.), etc. Parfois, quelques rares fibres musculaires peuvent en tenir lieu: Plongeon cat-marin (*Colymbus septentrionalis* L.) par exemple.

L'hyo-glosse droit manque chez beaucoup d'Oiseaux. Dans certains cas, Courlis corlieu (*Numenius minor* L.), Guillemot troile (*Uria troile* L.), où il semble ne pas exister, il serait représenté, croyons-nous, par le ventre antérieur du cérato-glosse, dans les cas de digastricité de ce muscle (voir le paragraphe précédent).

Ce muscle s'attache, en arrière, sur la face ventrale du corps de l'hyoïde, et, en avant, près de l'extrémité antérieure de l'entoglosse. Il peut parfois se prolonger en avant par une mince aponévrose d'insertion. Chez quelques espèces, les insertions sont entièrement différentes de celles que nous venons d'énumérer, le muscle ne se fixant, par ses deux extrémités, que sur l'entoglosse: Chouette Effraye (*Strix flammea* L.), Foulque noire (*Fulica atra* L.), Harle huppée (*Mergus serrator* L.). Le plus souvent, dans ces derniers cas, l'hyo-glosse droit prolonge exactement le cérato-glosse, car il commence au point où ce dernier se termine. Ce fait semble venir confirmer encore ce que nous avons déjà dit de la parenté de ces deux muscles.

L'hyo-glosse droit est musculaire sur toute son étendue, sauf chez les Goélands (*Larus*) et la Poule (*Gallus gallinaceus* PALL.) où il est tendineux dans sa moitié antérieure.

Les deux muscles sont généralement parallèles l'un à l'autre, sans présenter d'union entre eux. Dans quelques cas, ils peuvent être plus ou moins unis, surtout quand leur partie antérieure est

(1) J. CHAINE. — Remarques sur la musculature de la langue des Oiseaux (*Comptes-Rendus Soc. Biologie*, 1904).

tendineuse: Goélands (*Larus*) ; les deux tendons se fusionnent alors pour s'insérer ensemble.

Hyo-glosse oblique. — Ce muscle existe chez tous les Oiseaux que nous avons étudiés ; avec le cérato-glosse, c'est le plus constant des muscles de la langue de ces êtres, car ni l'un ni l'autre ne paraissent jamais manquer. D'après les auteurs, ce muscle ferait défaut chez quelques espèces parmi lesquelles nous pouvons citer l'Austruche (*Struthio camelus* L.), le Fou de Bassan (*Sula bassana* BRISS.), le Pélican (*Pelecanus onocrotalus* L.), l'Albatros (*Diomedea exulans* L.), le Héron (sp. ?). Nous n'avons pas eu l'occasion de disséquer de Pélican, d'Albatros et de Héron ; mais chez l'Austruche et le Fou de Bassan, nous avons rencontré un hyo-glosse oblique qui présentait, au moins chez le Fou, des caractères spéciaux qui ont pu contribuer à le faire méconnaître.

La forme et les insertions de ce muscle ne sont guère variables ; des différences sont seulement à noter dans la direction de ses fibres et dans son union avec son congénère.

Généralement les fibres de l'hyo-glosse oblique ont une direction oblique d'arrière en avant et de dedans en dehors, quelquefois même elles sont transversales ; exceptionnellement, chez le Chrysotis amazone (*Chrysotis amazonica* L.), elles sont obliques d'avant en arrière. Chez quelques rares Oiseaux, la direction de l'hyo-glosse oblique est nettement longitudinale⁽¹⁾, c'est le cas de la Foulque noire (*Fulica atra* L.), du Harle huppé (*Mergus serrator* L.), du Canard domestique (*Anas boschas domestica* L.), du Fou de Bassan (*Sula bassana* BRISS.), du Grèbe castagneux (*Podiceps minor* LATH.), de l'Engoulevent commun (*Caprimulgus europaeus* L.), de l'Hirondelle de cheminée (*Hirundo rustica* L.), du Lagopède muet (*Lagopus mutus* LEACH). Chez le Canard, les muscles hyo-glosses droit et oblique sont exactement dans le prolongement l'un de l'autre, en ligne droite, et ne sont séparés que par un court inter-

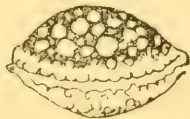
(1) Le nom d'*oblique* ou de *transverse* qu'on lui donne est alors impropre ; nous lui conservons cependant un de ces noms n'osant pas lutter contre une habitude invétérée et hésitant à introduire un nouveau terme dans une synonymie déjà si surchargée. Nous saisissons cette occasion pour montrer combien il serait urgent de modifier un certain nombre de noms appliqués aux muscles et par suite de refondre et d'unifier la nomenclature myologique ; voir : J. CHAINE. Propositions concernant la réforme de la nomenclature myologique, dans Bibliographie anatomique 1905.

valle; ils semblent ainsi constituer les deux portions d'un même muscle.

Dans certains cas, Faisan commun (*Phasianus colchicus* L.), Martin-pêcheur (*Alcedo hispida* L.), etc., les deux hyo-glosses obliques sont très distants l'un de l'autre; d'autres fois, Foulque noire (*Fulica atra* L.), Harle huppé (*Mergus serrator* L.), ils ne sont séparés que par la crête osseuse longitudinale qui suit la ligne médiane de l'hyoïde; chez l'Edicnème criard (*Edicnemus crepitans* TEMM.), ils sont simplement contigus; enfin, parfois, par exemple chez tous les Passereaux, ils se continuent de manière à former une sorte de sangle allant d'un côté à l'autre de la région, dans ce cas ils semblent constituer un muscle impair à fibres transversales.

Conclusions. — Si à ce qui précède, on ajoute que les muscles cérato-glosse, hyo-glosse droit et hyo-glosse oblique ont la même innervation, et qu'ils sont situés près l'un de l'autre, dans la même région, on est forcément amené à conclure que toutes ces formations ont entre elles une parenté indéniable et qu'elles doivent dériver d'une même masse embryonnaire par clivages successifs.

L'embryogénie conduit aux mêmes résultats et vient donc affirmer ce que nous venons d'avancer. C'est ainsi que chez les très jeunes embryons de Poulet, vers le cinquième jour environ, dans les coupes transversales de la langue, on n'observe qu'une masse musculaire indivise, située sur la face ventrale de cet organe. Un premier clivage sépare les deux cérato-glosses qui restent encore unis par un tractus pendant un temps plus ou moins long; lorsqu'ils sont distincts, une coupe transversale portant sur un embryon de neuf jours, par exemple, montre, de chaque côté, la section des cérato-glosses et, au centre, celle d'une masse qui donnera les autres muscles.



MUSCLES INTRINSÈQUES.

La langue des Oiseaux, à l'exception de celle des Perroquets qui est très musculieuse, est en général peu mobile et n'exécute que des mouvements de translation totale en haut, en bas ou sur les côtés en avant ou en arrière et non des modifications de forme et par suite de dimensions comme cela se produit chez les Mammifères par exemple. De ces mouvements, les uns sont des conséquences de ceux qu'exécute l'appareil hyoïdien, car la langue de ces êtres est intimement unie à cet appareil, dont son squelette interne n'est en somme qu'une dépendance; les autres sont propres à cet organe et sont provoqués par les muscles que nous avons étudiés ci-dessus : génio-glosse, cérato-glosse, hyo-glosse droit et hyo-glosse oblique. L'ensemble de ces muscles ne constitue qu'une bien faible partie du volume total de la langue; c'est ce que montre d'ailleurs fort bien la figure ci-contre extraite de l'important ouvrage « *Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere* », du professeur GEGENBAUR.

Chez quelques Oiseaux, aux muscles précédents vient s'en ajouter une nouvelle série, les *muscles intrinsèques* qui prennent leur insertion sur le squelette de la langue et qui de là vont se fixer sur la face profonde

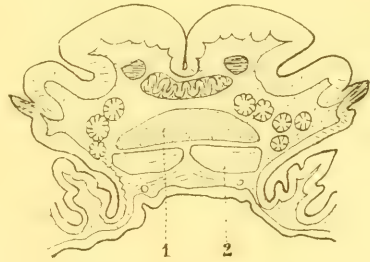


FIG. 1. — Coupe transversale de la langue du Canard, à la hauteur du corps de l'hyoïde (d'après GEGENBAUR). — 1, corps de l'hyoïde; 2, muscle hyo-glosse oblique.

de la muqueuse buccale. Ces muscles étaient connus de CUVIER qui les décrivait ainsi chez les Perroquets : « Plus avant que le hyo-glosse droit est un petit *lingual* qui s'attache, en arrière, sous la partie postérieure de l'os lingual, et aboutit, en avant, à un tendon grêle, qui se perd dans la partie molle de la langue. Ce muscle me paraît un démembrement de l'hyo-glosse droit ». Chez le *Chrysotis amazone* (*Chrysotis amazonica* L.) que nous avons étudié, la des-

cription de cette formation ne répond pas exactement à ce qui précède, mais le muscle n'en existe pas moins ; il prend son insertion sur la face dorsale de l'entoglosse, s'épanouit en bouquet et se termine sur la muqueuse buccale. Nous lui conservons le nom de *lingual*.

Chez les autres Oiseaux, les auteurs n'ont point décrit de muscle qui puisse être homologué au lingual. Parmi les nombreuses espèces que nous avons étudiées, nous n'avons rencontré de ces formations que chez de bien rares Oiseaux, nous ne citerons que certains Plongeurs et l'Ædicnème (*Ædicnemus crepitans* TEMM.). Chez ces êtres, nous avons observé, de chaque côté, sur le bord de la langue, des fibres musculaires peu nombreuses, dirigées dans le sens antéro-postérieur. Ces muscles n'auraient-ils pas été aperçus par CUVIER qui a écrit : » Chez le Vautour, les fibres extérieures de l'hyo-glosse transverse se contournent sous la face de l'entoglosse et remontent jusqu'à son bord, en arrière » ?





UN TRANSFORMISTE OUBLIÉ : CABANIS

PAR

le Dr GEORGES HERVÉ

PROFESSEUR A L'ÉCOLE D'ANTHROPOLOGIE DE PARIS.

Les naturalistes philosophes qui se sont occupés avec le plus de soin, avec le plus de compétence et d'autorité, de rechercher les origines historiques de la conception transformiste, — CH. DARWIN ⁽¹⁾, A. DE QUATREFAGES ⁽²⁾, ERNEST HAECKEL ⁽³⁾, J.-L. DE LANAESSAN ⁽⁴⁾, les professeurs A. GIARD ⁽⁵⁾ et EDMOND PERRIER ⁽⁶⁾, etc., — ont tous omis de citer, entre les noms des précurseurs, le nom de CABANIS. Il convient de réparer cet inexplicable oubli, en revendiquant dès à présent, pour l'auteur des *Rapports du physique et du moral de l'homme*, la place à laquelle il a droit, et que devra lui accorder sans conteste celui qui écrira quelque jour l'histoire, encore incomplète, de la *doctrine de la descendance*.

On ne lit plus guère CABANIS et l'on a tort : vieilli en maint endroit, il garde en d'autres toute sa jeunesse. Il y a, dans les deux volumes de son ouvrage, si apprécié jadis, une foule d'observations exactes, de fines et justes remarques, de pensées fortes, fortement enchaînées, sur les sujets les plus hauts : médecine, histoire naturelle, physio-

⁽¹⁾ *Notice historique sur les progrès récents de l'opinion au sujet de l'origine des espèces* (en tête de *L'Origine des Espèces*).

⁽²⁾ *Charles Darwin et ses précurseurs français*.

⁽³⁾ *Histoire de la création des êtres organisés* (cinquième leçon).

⁽⁴⁾ *Œuvres complètes de Buffon ; Notice biographique et Introduction*, pp. 367-452.

⁽⁵⁾ *Histoire du transformisme* (dans *Controverses transform.*, pp. 1-26).

⁽⁶⁾ *La Philosophie zoologique avant Darwin*, chap. VI, VII et VIII.

logie, psychologie, morale, politique même ; et ce n'est pas seulement l'inspiration du dix-huitième siècle, l'esprit de LOCKE et de CONDILLAC, dont le meilleur est reflété par ces pages dignes de mémoire ; c'est encore le naturalisme du siècle suivant, avec ses tendances positives et son scepticisme métaphysique, qui déjà s'y manifeste en pleine et complète évidence. Témoin, s'il le fallait prouver, ce simple apophthegme : « On peut être bien sûr que l'homme n'a jamais un besoin véritable de franchir les bornes prescrites à ses facultés ; ce qu'il ne peut apprendre lui est inutile : une vaine curiosité peut entraîner ses vœux au delà de la sphère assignée à sa nature ; mais il ne lui importe sérieusement de savoir que ce que peuvent saisir ses sens et sa raison ».

I. VUES TRANSFORMISTES DE CABANIS : LA CHAÎNE DES ÊTRES ;
VARIABILITÉ DES ESPÈCES ; L'ARGUMENT PALÉONTOLOGIQUE ;
ANTIQUITÉ DE L'HOMME ET DES ANIMAUX LES PLUS PARFAITS.

Pour qui réfléchit à l'importance extrême qu'il attachait à « réprimer obstinément cette impatience et cette précipitation que l'homme n'éprouve que trop souvent au milieu des plus importantes recherches, et qui le poussent à conclure avant d'avoir rassemblé tous les motifs de la conclusion », la certitude s'impose, tout d'abord, que CABANIS n'a point été amené à concevoir la variabilité des formes spécifiques, ensuite d'un simple jeu de son imagination. Une raison sérieuse, puisée dans les faits, l'a dû diriger ; et cette raison, il n'est pas interdit de penser que la notion, connue depuis ARISTOTE et si répandue au dix-huitième siècle, de la *chaîne des êtres*, la lui a fournie.

« Quand d'ailleurs — écrit-il, en effet, — les découvertes des naturalistes ne diminueraient point chaque jour, par degrés, les intervalles qui séparent les différents règnes ; quand, de l'animal au végétal, et du végétal au minéral, ils n'auraient pas déjà reconnu cette multitude d'échelons intermédiaires, qui rapprochent les existences les plus éloignées, la simple observation des phénomènes journaliers produits par le mouvement éternel de la matière, nous la ferait voir subissant toutes sortes de transformations.... Entre le système végétal et le système animal, sont placés les zoophytes proprement dits, et peut-être aussi quelques plantes irritables, dont les mouvements, à l'exemple de ceux des organes musculaires vivants, correspondent à des excitations particulières : et, comme pour rendre l'analogie plus complète, ces excitations ne s'appliquent pas toujours directement aux parties elles-mêmes qu'elles font contracter. Enfin,

dans l'immense variété des animaux, l'organisation et les facultés présentent, suivant les races, tous les degrés possibles de développement, depuis les plus stupides mollusques, qui semblent n'exister que pour la conservation de leurs espèces respectives, jusqu'à l'être éminent dont la sensibilité s'applique à tous les objets de l'univers ; qui, par la supériorité de sa nature, et non par le hasard des circonstances, comme ont semblé le soupçonner quelques philosophes, a fait son domaine de la terre, dont le génie a su se créer des forces nouvelles, capables d'augmenter chaque jour de plus en plus son pouvoir, et de multiplier ses ouïssances et son bonheur » (1).

Tout idéale, aux yeux de certains naturalistes, tels que plus tard DE BLAINVILLE et ses disciples, la chaîne des êtres apparaissait bien à CABANIS comme l'expression et la preuve, pour le moins très probable, d'une généalogie, d'une parenté. C'est ce que montre le dixième des douze mémoires qui composent le livre des *Rapports du physique et du moral de l'homme*, dixième mémoire comprenant des considérations touchant la vie animale.

CABANIS vient, très justement, de repousser « comme chimérique cette distinction, que BUFFON s'est efforcé d'établir, de la matière morte et de la matière vivante, ou des corpuscules inorganiques et des corpuscules organisés ». Il vient (moins heureux ici) d'invoquer longuement à l'appui de sa thèse, à savoir que « nous voyons les éléments inorganiques se combiner, pour produire différents corps organisés, » les prétendus faits de génération spontanée ou d'hétérogénie. Alors interviennent les réflexions suivantes, que nous croyons devoir reproduire presque sans retranchement, et dont il est sans doute inutile de souligner l'importance :

« Il n'est point du tout prouvé que les espèces soient encore, aujourd'hui, telles qu'au moment de leur formation primitive. Beaucoup de faits attestent, au contraire, qu'un grand nombre des plus parfaites, c'est-à-dire de celles qui sont le plus voisines de l'homme par leur organisation, portent l'empreinte du climat qu'elles habitent, des aliments dont elles font usage, des habitudes auxquelles la domination de l'homme, ou leurs rapports avec d'autres êtres vivants, les assujettissent. Les faits attestent encore qu'elles peuvent éprouver certains changements fortuits, dont on ne saurait assigner la cause avec une entière exactitude ; et que tous ces caractères accidentels qu'elles doivent, tantôt au hasard des circonstances, tantôt à l'art et aux tentatives expérimentales de

(1) *Rapp. du phys. et du moral*, t. II, pp. 257-259. — L'édition dont nous nous sommes servi est la quatrième, revue par E. PARISET (Paris, BÉCHET jeune, 1824) ; mais nous avons pris soin de nous assurer qu'entre cette édition et la première, publiée par CABANIS (chez GRAPART, CAILLE et RAVIER ; Paris, an X), il y a identité quant aux passages cités.

l'homme, sont susceptibles de rester fixes dans les races, et de s'y perpétuer jusqu'aux dernières générations. Les débris des animaux que la terre recèle dans ses entrailles, et dont les analogues vivants n'existent plus, doivent faire penser que plusieurs espèces se sont éteintes, soit par l'effet des bouleversements dont le globe offre partout des traces, soit par les imperfections relatives d'une organisation qui ne garantissait que faiblement leur durée, soit enfin par les usurpations lentes de la race humaine : car toutes les autres doivent, à la longue, céder à cette dernière tous les espaces qu'elle est en état de cultiver ; et bientôt sa présence en bannit presque entièrement celles dont elle ne peut attendre que des dommages.

» Mais cette belle découverte, particulièrement due aux recherches de notre savant confrère CUVIER, pourrait aussi faire soupçonner que plusieurs des races existantes ont pu, lors de leur première apparition, être fort différentes de ce qu'elles sont aujourd'hui. L'homme, comme les autres animaux, peut avoir subi de nombreuses modifications, peut-être même des transformations importantes, durant le long cours des siècles dont le passage est marqué sur le sein de la terre, par d'irrécusables souvenirs. Et si l'on ne voulait accorder, pour la durée totale du genre humain, que l'espace de temps écoulé depuis la dernière grande révolution du globe, laquelle semble en effet ne pas remonter très haut dans l'antiquité, il serait encore possible de noter, pour ce court intervalle, plusieurs changements essentiels survenus dans l'organisation primitive de l'homme, changements dont l'empreinte, rendue ineffaçable chez les différentes races, caractérise toutes leurs variétés. Mais cette hypothèse, qui tend à établir la nouveauté de l'espèce humaine, paraît entièrement inadmissible : on ne peut du moins l'appuyer de preuves valables ; et il s'élève contre elle de grandes difficultés

» La difficulté de concevoir la première formation de l'homme et des autres animaux les plus parfaits, est d'autant plus grande, qu'on la place dans des temps plus voisins de nous ; qu'on suppose l'état de la terre plus semblable alors à celui qu'elle présente de nos jours ; et qu'enfin l'on ne veut tenir aucun compte des variations que peuvent avoir subies les races qui paraissent maintenant les plus fixes. Mais n'est-on pas forcé d'admettre la grande antiquité des animaux, attestée par leurs débris fossiles, qui se rencontrent à des profondeurs considérables de la terre ? Pourrait-on nier la possibilité des variations que le cours des âges et les violentes convulsions de la nature ont pu leur faire éprouver ; variations dont nous avons encore de frappants exemples sous nos yeux, malgré l'état du globe, bien plus stable de nos jours, et malgré le jeu paisible des éléments ? Ces bouleversements réitérés, dont l'aspect géologique de la terre démontre l'antiquité, l'étendue et l'importance, peuvent-ils maintenant être révoqués en doute ? Et ne faut-il pas enfin tenir compte des changements plus étendus, et plus importants encore peut-être, qu'ils ont nécessairement produits à sa surface ? Or, si l'on se fait une juste idée de cette suite de circonstances, auxquelles les races vivantes, échappées à la destruction, ont dû successivement se plier et se conformer, et d'où vraisemblablement, dans chaque circonstance particulière, sont nées d'autres races toutes nouvelles, mieux appropriées à l'ordre nouveau des choses ; si l'on part de ces données, les unes certaines, les autres infiniment probables, il ne paraît plus si rigoureusement impossible de rapprocher la première production des grands animaux de celle des animalcules microscopiques... » (*Op. cit.*, t. II, pp. 250-254).

Ainsi donc, transformation possible des espèces ; influence du milieu extérieur (climat, rapports des êtres vivants entre eux), ou du milieu intérieur (régime alimentaire, habitudes), sur les changements qu'elles éprouvent ; variations accidentelles et brusques ; rôle de la sélection artificielle ; hérédité des caractères nouveaux et formation de races modifiées : voilà ce que nous saisissons, exprimé en des termes qui n'ont rien d'ambigu, dans les lignes précédentes.

Une lecture attentive permettra, en outre, d'y relever l'indication sommaire, mais assez nette cependant, de la lutte pour la vie et de la disparition des moins aptes, remplacés, sous l'effet « des bouleversements dont le globe offre partout des traces », par « d'autres races toutes nouvelles, mieux appropriées à l'ordre nouveau des choses ». Les faits paléontologiques déposant en faveur de la variation probable des êtres organisés, à travers la longue suite des âges de la terre ; la « grande antiquité » des animaux les plus parfaits et de l'homme lui-même, si l'on veut remonter à leur origine première, — de l'homme, pour lequel l'hypothèse d'une origine récente « paraît entièrement inadmissible », — tels sont enfin les traits qui complètent et achèvent le tableau.

II. INFLUENCE DU MILIEU GÉOGRAPHIQUE, DU GENRE DE VIE, DES ALIMENTS, SUR LA DIVERSITÉ DES ANIMAUX.

Ce tableau, CABANIS en avait déjà brossé quelques touches, d'une main sûre, dans le neuvième mémoire, où traitant de l'influence des climats sur les habitudes morales, il est amené à parler de la diversité de structure, d'instinct, etc., que présentent entre eux les animaux dans les différentes divisions de notre globe, et à examiner les causes de cette diversité. Le passage est caractéristique, et vaut également d'être reproduit en entier :

« Il suffit de jeter un coup d'œil sur le tableau des différents climats, pour voir sous combien de formes variées, dépendantes des circonstances qui leur sont propres, la puissance de la vie semble prendre plaisir à s'y développer. Dans chaque importante division de notre globe, dans chaque grande variété d'une de ses divisions prise au hasard, combien d'animaux qui ne se rencontrent pas ailleurs ! Quelle diversité de structure, d'instinct, d'habitudes ! Que de traits nouveaux ils offrent à l'observation, soit dans la manière de pourvoir à leurs besoins, soit dans le genre et dans le caractère de leurs facultés primitives, soit enfin dans la tournure et dans la direction que prennent et ces facultés et ces besoins ! Or, ces habitudes particulières, ces familles nouvelles, ces formes

mêmes, variables dans les familles, dépendent souvent de la nature du sol, de celle de ses productions : et s'il est des végétaux qu'on ne peut enlever à leur terre natale sans les faire périr, il est aussi quelques races vivantes qui ne peuvent supporter aucune transplantation, qu'il est impossible de dépayser sans tarir la source qui les renouvelle, et même, quelquefois, sans frapper directement de mort les individus.

» Ces faits, trop généralement connus pour être contestés, montrent déjà, sans équivoque, quel est l'empire du climat sur les êtres animés et sensibles. Mais cet empire se marque plus fortement, et surtout d'une manière plus relative à la question qui nous occupe, dans les changements que le climat fait subir aux mêmes races, puisque non seulement il modifie à l'infini leurs qualités, ou leurs dispositions intimes, mais qu'il peut encore quelquefois effacer de leur structure extérieure et de leurs inclinations, ou de leur naturel, les traits qu'on avait cru les plus distinctifs. Le cheval, le chien, le bœuf, sont, en quelque sorte, d'autres espèces dans les différentes régions du globe : dans l'une, audacieux, sauvages, farouches ; dans l'autre, doux, timides, sociables : ici, l'on admire leur adresse, leur intelligence, la facilité avec laquelle ils se prêtent à l'éducation que l'homme veut leur donner ; là, malgré les soins les plus assidus, ils restent stupides, lourds, grossiers, comme le pays lui-même, insensibles aux caresses, et rebelles à toutes les leçons.

» La taille de ces animaux, la forme de leurs membres, leur physionomie ; en un mot, toute leur apparence extérieure dépend bien évidemment du sol qui les a produits, des impressions journalières qu'ils y reçoivent, du genre de vie qu'ils y mènent, et surtout des aliments que la nature leur y fournit.

» Dans certains pays, le bœuf naît sans cornes ; dans d'autres endroits, il les a monstrueuses. Sa taille et le volume total de son corps prennent un accroissement considérable dans les terrains humides et médiocrement froids : il se rapetisse sous les zones glaciales et dans les lieux très secs. Sous certaines latitudes, son poil se transforme en une laine longue et fine, ou son dos est chargé d'une et même quelquefois de deux bosses charnues. Enfin, pour ne pas multiplier les exemples, on peut distinguer les races de chevaux par une grande diversité de caractères propres aux différents pays qui leur ont donné naissance ; et depuis le chien d'Islande ou de Sibérie jusqu'à celui des régions équatoriales, on peut observer une suite de formes et de naturels différents, dont les nuances les plus voisines semblent s'effacer l'une l'autre, en se confondant par des gradations insensibles.

» Je n'ajouterai plus ici qu'une seule remarque : c'est que dans certains pays les chiens n'aboient point du tout ; dans quelques autres, ils sont exempts de la rage. Ceux qu'on y transporte des pays étrangers, dans le premier cas, perdent la voix au bout de quelque temps ; ils deviennent, dans le second, du moins autant qu'on en peut juger d'après une longue expérience, incapables de contracter l'hydrophobie. Nous sommes donc en droit de conclure de là que ces changements dans la nature du chien dépendent uniquement du climat ou des circonstances physiques propres aux différents pays qui ont fourni ces observations.

» Ainsi, l'on voit évidemment pourquoi les différentes races d'animaux dégénèrent pour l'ordinaire, mais quelquefois aussi se perfectionnent, quand elles sont transplantées d'un pays dans un autre ; et comment leur nouvelle patrie finit, à la longue, par les assimiler aux espèces analogues qui naissent et s'élèvent dans son sein, à moins que l'homme ne puisse les tenir constamment

rapprochées de leur nature primitive par des soins particuliers de régime et d'éducation ». (*Ibid.*, t. II, pp. 152-155).

Sur cette action des climats, qui, selon CABANIS, influencent de deux manières le régime des êtres vivants : 1^o par la nature ou le caractère des aliments qu'ils fournissent ; 2^o par le genre des habitudes qu'ils font naître, « habitudes dont on ne peut méconnaître la source, lorsqu'elles sont, comme il arrive assez souvent, nécessaires à la conservation des races et au bien-être des individus, dans un local donné » (*Ibid.*, p. 202), on trouve, en outre, dans l'introduction du même neuvième mémoire, ce résumé, un peu large peut-être, qui exigerait plus d'analyse en ce qui touche la variabilité relative des différentes sortes d'êtres organisés, mais combien pittoresque et saisissant :

« Après avoir suivi, pas à pas, les voyageurs et les naturalistes dans les descriptions qu'ils nous ont données des différentes régions de la terre, si l'on veut embrasser ce vaste tableau, comme d'un coup d'œil, pour en rapprocher et comparer les parties les plus remarquables, on ne peut s'empêcher d'être également frappé et des dissemblances et des analogies qui s'y rencontrent. Chaque latitude a son empreinte, chaque climat a sa couleur. Mais les différents êtres que la nature y a placés, ou qu'elle y reproduit chaque jour, ne sont pas seulement appropriés aux circonstances physiques de chaque latitude et de chaque climat ; ils ont encore une empreinte, et pour ainsi dire une couleur commune. La nature des eaux se rapporte à celle de la terre ; celle de l'air dépend de l'exposition du sol, de la manière dont il est arrosé, de la direction des fleuves et des montagnes, de la combinaison des gaz et des autres exhalaisons qui s'élèvent dans l'atmosphère. Dans les productions végétales, on retrouve les qualités de la terre et des eaux ; elles se plient aux différents états de l'air. Enfin, les animaux, dont la nature est encore plus souple, modifiés et façonnés sans relâche par le genre des impressions qu'ils reçoivent de la part des objets extérieurs, et par le caractère des substances que le local fournit à leurs besoins, sont, en quelque sorte, l'image vivante du local, de ses productions végétales, des aspects qu'il présente, du ciel sous lequel il se trouve placé ; et l'homme, le plus souple de tous les animaux, le plus spécialement doué de toute espèce de faculté d'imitation, le plus susceptible de recevoir toutes les empreintes imaginables, diffère si sensiblement de lui-même dans les divers climats, que plusieurs naturalistes croient pouvoir regarder la race humaine comme subdivisée en plusieurs espèces distinctes ». (*Op. cit.*, t. II, p. 133).

III. CABANIS DISCIPLE DE BUFFON ET PRÉCURSEUR DE LAMARCK.

LES INFLUENCES EXTÉRIEURES, CRÉATRICES DES HABITUDES ACQUISES HÉRÉDITAIRES.

Une question se pose maintenant : celle de savoir si CABANIS, dans ces passages dont on se demande comment ils ont pu demeurer

inaperçus, tant ils sont remarquables, se montre penseur original, ou si, au contraire, il a reçu d'autrui — et, en ce cas, où il a puisé — le germe de ses idées. Répondre à cette question semble assez facile, encore que la réponse se présente sous un double aspect et appelle une distinction.

On sait qu'au premier rang de ses amitiés, CABANIS a compté VICQ D'AZYR ⁽¹⁾. Toutefois, supposer sans preuve qu'il ait pu devoir à l'enseignement de cet illustre anatomiste, des vues biologiques dont les écrits de VICQ D'AZYR n'offrent aucune trace, et qui, surtout, cadreraient assez mal avec les conclusions étroitement finalistes des grands et beaux travaux de ce dernier sur les homologues organiques ⁽²⁾, serait s'exposer presque certainement à l'erreur.

À coup sûr, ce n'est pas davantage de LAMARCK que CABANIS s'est inspiré. La *Philosophie zoologique* est de 1809. Les *Rapports du physique et du moral* parurent pour la première fois en l'an X (1802), et, aussi bien, nulle part le nom de LAMARCK ne s'y trouve mentionné. Si donc il y eut emprunt, ce fut LAMARCK qui emprunta

(1) Voy. FR. ARAGO, *Notices biographiques*, t. II, p. 207 (biographie de Condorcet).

(2) Unité de composition des êtres organisés et variabilité contenue dans de certaines limites, telles sont les conceptions fondamentales de VICQ D'AZYR. « La nature — écrira-t-il (*Premier discours sur l'Anatomie*) — paraît donc suivre un type ou modèle général, non seulement dans la structure des divers animaux, mais encore dans celle de leurs différents organes; et l'on ne sait ce que l'on doit le plus admirer, ou de l'abondance avec laquelle ces formes paraissent variées, ou de la constance et de l'espèce d'uniformité qu'un œil attentif découvre dans l'immense étendue de ses productions ». Il répétera, après BUFFON, que « pour l'homme, comme pour les autres animaux, trois causes principales de variétés existent, le climat, la nourriture et les mœurs » (*3^e discours*). Il recommandera « qu'après avoir soumis à l'examen les caractères anatomiques des genres et des espèces, on cherche en quoi diffèrent les uns des autres les individus qui forment les variétés des races; car il y a des animaux qui, réduits à l'état de domesticité, et répandus sur diverses parties du globe, y portent l'empreinte des différents sols et des usages auxquels on les a assujettis » (*2^e discours*). — Mais, pour lui, les groupes naturels ont des limites fixes: « Qu'on ne se laisse point tromper sur certaines espèces qu'on regarde comme un passage d'une classe à une autre... Il n'est pas démontré que les grandes familles des êtres vivants finissent par nuances insensibles, et qu'elles se confondent entre elles comme quelques naturalistes l'ont pensé, et comme, d'après eux, des philosophes l'ont écrit » (*3^e discours*, réflexion XXI).

Avec cela, des idées nettement finalistes: « S'il existe une portion de matière qu'il nous importe de connaître, c'est sans doute celle qui est organisée, et que le feu vital anime. Chaque molécule a sa forme, ses rapports, ses connexions et ses usages déterminés par le Créateur... » (*Éloge historique de LIEUTAUD*).

à CABANIS, et non point CABANIS à LAMARCK, la preuve en sera donnée plus loin.

L'origine du transformisme de CABANIS doit, pour nous, être cherchée ailleurs. CABANIS transformiste est le disciple de BUFFON ; il a lu et médité l'*Histoire naturelle* ; il s'est visiblement imprégné de cette œuvre incomparable dont on a dit avec justice qu'ouvrant à la philosophie zoologique une ère nouvelle, elle « précipita le progrès à ce point qu'un demi-siècle fera plus pour la conquête de la vérité que tous les siècles écoulés depuis ARISTOTE ».

Des études remarquables publiées depuis une vingtaine d'années, et dues à ABEL HOVELACQUE ⁽¹⁾, à MM. DE LANESSAN ⁽²⁾, A. GIARD ⁽³⁾ et EDMOND PERRIER ⁽⁴⁾, ont mis en plein relief le rôle capital de BUFFON dans la genèse de la doctrine de l'évolution. Le développement ultérieur de cette doctrine n'a pas ressenti avec moins de force l'influence prolongée des idées de BUFFON, lesquelles, pour s'être enveloppées de formes toujours circonspectes, pour être exprimées parfois en un langage comme hésitant, furent cependant, somme toute, des mieux arrêtées et des plus claires. On les connaît. Rappelons simplement, parce que cela importe à notre démonstration, que, pour BUFFON, l'espèce humaine est une, et que trois causes ont déterminé les *variétés* si considérables de cette espèce humaine unique : le climat, la nourriture, les mœurs. « Les grandes différences, — disait BUFFON, — c'est-à-dire les principales variétés, dépendent entièrement de l'influence du climat ». Or, CABANIS (qui, au demeurant, nomme BUFFON, et le nomme à plusieurs reprises ⁽⁵⁾, ne s'exprime pas différemment. Son neuvième mémoire, *De l'influence des climats sur les habitudes morales*, nous donne en effet à lire ce qui suit, et il ne semble pas, après l'avoir lu, qu'il puisse subsister aucun doute :

« On sait que les formes extérieures de l'homme ne sont pas les mêmes dans les différentes régions de la terre. La couleur de la peau, celle des poils qui végètent dans son tissu, leur nature ou leur intime disposition, les rapports des solides et des fluides, le volume des muscles, la structure même et la direction de certains os, ou de quelques-unes de leurs faces ; toutes ces circonstances

(1) BUFFON anthropologiste (*Revue internat. des sciences biologiques*, 1882, t. IX, pp. 33-48).

(2) *Op. cit.*, pp. 367-411.

(3) *Op. cit.*, pp. 10-12.

(4) *Op. cit.*, chap. VII.

(5) Cf. t. II, p. 37.

présentent des variétés chez les habitants des divers climats : elles peuvent servir à faire reconnaître la latitude ou la nature du sol auquel ils appartiennent. Chaque nation a ses caractères extérieurs, qui ne la distinguent pas moins peut-être que son langage. Un Anglais, un Hollandais, un Italien, n'ont point la même physionomie qu'un Français ; ils n'ont point les mêmes habitudes de corps. Sur le territoire habité par chaque nation, s'il se rencontre de grandes variétés de sol, on en retrouve toujours la copie, si je puis m'exprimer ainsi, dans certaines variétés analogues, ou dans certaines nuances de structure, de couleur, de physionomie, propres aux habitants respectifs des divers cantons. Les hommes de la montagne ne ressemblent pas à ceux de la plaine : il y a même des différences notables entre ceux de telle et de telle plaine, de telle et de telle montagne. Les habitants des Pyrénées ont une autre apparence que ceux des Alpes. Les riants et fertiles rivages de la Garonne ne produisent point la même nature de peuple que les plaines non moins fertiles et non moins riantes de la Loire et de la Seine ; et souvent, dans le même canton, l'on remarque d'un village à l'autre des variétés qu'une langue, des lois et des habitudes d'ailleurs communes, ne permettent d'attribuer qu'à des causes inhérentes au local.

» En considérant les grandes différences que présentent les formes du corps humain, et même la structure ou la direction des os qui leur servent de base, quelques écrivains ont pensé que des êtres si divers, quoique appartenant au même genre, ne pouvaient appartenir à la même espèce ; et pour expliquer le phénomène, ils ont cru nécessaire d'admettre plusieurs espèces primitives, distinctes les unes des autres, et dont les traits caractéristiques restent toujours fixes et indélébiles, comme ceux de la nature elle-même. J'avoue que je ne partage point leur opinion. Celle de BUFFON, qui regardait les variétés que l'homme présente dans les différents climats comme accidentelles, et comme l'ouvrage de ces climats eux-mêmes, me paraît beaucoup plus vraisemblable : 1^o parce que d'un climat à l'autre, on voit les races qui leur sont propres s'unir par une chaîne d'intermédiaires dont les nuances ou les dégradations insensibles se confondent toujours au point de contact ; 2^o parce que la même latitude présente souvent divers climats, c'est-à-dire de grandes variétés dans l'ensemble des circonstances physiques propres à chaque canton ; et qu'alors non seulement chaque nature de sol produit sa race particulière, mais que, si par hasard quelques cantons ressemblent exactement à des régions éloignées, les hommes des uns paraissent formés sur le modèle de ceux des autres, et que l'analogie de climat triomphe de l'influence même du voisinage, et de cette confusion du sang et des habitudes qu'amène inévitablement la fréquence des communications ; 3^o parce qu'on observe chaque jour, dans les pays dont le climat a des caractères prononcés, qu'au bout d'un petit nombre de générations, les étrangers reçoivent plus ou moins son empreinte ⁽¹⁾ ; enfin, parce que les défenseurs de cette théorie sont obligés, pour la soutenir, de se livrer à une foule de conjectures. J'ajoute que presque tous leurs arguments sont négatifs, et que la ténacité de

(1) « Je citerai ici le fait attesté par plusieurs voyageurs, touchant ces familles portugaises établies dans les îles du Cap-Vert, depuis la fin du quinzième siècle tout au plus, lesquelles, dans cet espace de temps que nous devons regarder comme très court, sont devenues presque entièrement semblables aux nègres indigènes du pays, et à ceux du continent voisin. Ce fait semble fournir une preuve directe contre la théorie de la diversité des espèces » (*Note de CABANIS*).

quelques caractères propres à certaines races, qui paraissent résister à leur transplantation et à leur dissémination parmi les autres peuples, ne prouve absolument rien. En effet, les observations et les expériences nécessaires pour rendre cette remarque solide et concluante, n'ont point été faites : la courte durée des individus permet trop rarement d'apprécier au juste la part que peut avoir le temps dans toutes les opérations de la nature ; et rien cependant ne serait plus nécessaire ; car, disposant à son gré de cet élément, comme de tous les autres moyens, la nature l'emploie, aussi bien qu'eux tous, avec une étonnante prodigalité... » (*Op. cit.*, t. II, pp. 156-160).

Nous perdrons de vue l'objet de ce petit travail en discutant des propositions dont plusieurs paraîtront aujourd'hui tout au moins contestables, et dont quelques-unes sont en désaccord formel avec les acquisitions récentes de l'ethnologie touchant la multiplicité des types primitifs, comme aussi touchant la dissémination et les mélanges des races qui en sont issues.

L'intérêt, ici, est de voir CABANIS si profondément convaincu de l'action modifiante du milieu ambiant, qu'il ait cru pouvoir attribuer, et d'une façon exclusive, à cette action, toutes les variétés que l'organisme de l'homme est susceptible de présenter. L'intérêt, en second lieu, est de le voir adoptant à ce sujet l'opinion de BUFFON, pour qui *chaque animal est fils de la terre qu'il habite*, de BUFFON, dont il procède directement et tout entier. « Véritable fondateur de la doctrine du transformisme et de l'évolution », inspirateur de LAMARCK, précurseur de DARWIN, avant qui « il a nettement formulé les principes et la mise en œuvre de la sélection », BUFFON — dont M. DE LANESSAN, le premier, a mis en complète lumière les admirables conceptions philosophiques — compte donc en CABANIS un disciple de plus.

CABANIS, toutefois, a eu sur BUFFON cet avantage (dont il a su tirer bon parti) qu'écrivant un demi-siècle plus tard, il a bénéficié de progrès scientifiques dont son illustre devancier n'avait pas possédé le concours. La science des espèces fossiles, à peine ébauchée au milieu du dix-huitième siècle, vient, quand paraît CABANIS, de prendre son essor : hardiment il s'appuie sur elle, et, en avance sur son temps, il aperçoit — chose remarquable ! — des enchaînements là où CUVIER, au contraire, voyait surtout des brisures. Les mêmes faits l'ont conduit à des conclusions opposées et, reconnaissons-le, d'une vérité supérieure.

Mais ce n'est là, peut-être, qu'un des moindres titres de CABANIS, à qui plus de gloire sera assurée pour avoir formulé, quand personne

ne l'avait fait encore, la théorie de l'action des milieux sur les êtres vivants, dont tout l'honneur est généralement rapporté à LAMARCK. Jusqu'à présent CABANIS a suivi BUFFON, il l'a reproduit, commenté ; ici il est lui-même et devance, à n'en pas douter, l'auteur de la *Philosophie zoologique*.

Nul n'ignore l'explication qu'a donnée ce dernier des procédés à l'aide desquels les circonstances extérieures modifient l'organisation des animaux : elles font naître des habitudes nouvelles, et ces habitudes, à leur tour, déterminent la production de nouveaux organes. « Le véritable ordre de choses qu'il s'agit de considérer — écrit LAMARCK — consiste à reconnaître :

» 1^o Que tout changement un peu considérable et ensuite maintenu dans les circonstances où se trouve chaque race d'animaux, opère en elle un changement réel dans leurs besoins ;

» 2^o Que tout changement dans les besoins des animaux nécessite pour eux d'autres actions pour satisfaire aux nouveaux besoins, et, par suite, d'autres habitudes ;

» 3^o Que tout nouveau besoin nécessitant de nouvelles actions pour y satisfaire, exige de l'animal qui l'éprouve, soit l'emploi plus fréquent de celle de ses parties dont auparavant il faisait moins d'usage, ce qui la développe et l'agrandit considérablement, soit l'emploi de nouvelles parties que les besoins font naître insensiblement en lui par des efforts de son sentiment intérieur ». (*Philos. zool.*, édit. CH. MARTINS, t. I, p. 234).

Ouvrez maintenant CABANIS. Vous y lirez, au huitième mémoire (*De l'influence du régime sur les dispositions et sur les habitudes morales*, § II), ces considérations, bien curieuses à rapprocher des vues de LAMARCK :

« Tous les corps de l'univers peuvent agir les uns sur les autres : mais le caractère et le degré de cette action sont différents, suivant la nature des corps et suivant les circonstances où ils se trouvent placés. . . Outre les changements mécaniques ou chimiques qu'ils sont également eux-mêmes susceptibles d'éprouver ; outre le genre particulier de réaction qu'ils exercent sur les objets dont ils sentent l'influence, les corps organisés peuvent encore, sans aucune altération visible de leur nature, être profondément modifiés dans leurs dispositions intimes ; acquérir une aptitude toute nouvelle à recevoir certaines impressions, à exécuter certains mouvements ; perdre même, jusqu'à un certain point, leurs dispositions originelles, ou celles qu'ils avaient contractées immédiatement en vertu de leur organisation ; en un mot, ils peuvent, non seulement obéir d'une manière qui leur est exclusivement propre, à l'action présente des

corps extérieurs, mais aussi contracter des manières d'être particulières qui se perpétuent ensuite, ou se reproduisent, même en l'absence des causes dont elles dépendent : c'est-à-dire qu'ils peuvent *contracter des habitudes*. Or, voilà ce qui les caractérise bien plus exclusivement encore :

» Ainsi l'on voit les plantes, maniées par un habile cultivateur, acquérir des qualités absolument nouvelles, imprimer à leurs produits un caractère qu'ils n'avaient pas primitivement. L'art a même su trouver les moyens de fixer ces modifications accidentelles et factices, tantôt en assujettissant à ses vues les procédés ordinaires de la génération, tantôt en opérant des reproductions purement artificielles : monument précieux de son pouvoir sur la nature ! C'est encore ainsi que l'animal, travaillé par le climat et par toutes les autres circonstances physiques, reçoit une empreinte particulière, qui peut servir à constater et distinguer ces mêmes circonstances ; ou, nourri, cultivé, dressé systématiquement par l'homme, il acquiert des dispositions nouvelles, et entre dans une nouvelle série d'habitudes. Mais ces habitudes ne se rapportent pas uniquement à la structure et aux opérations physiques des organes : elles attestent encore que le système intelligent et moral propre à chaque nature sensible s'est développé par l'effet de cette culture ; qu'un certain ordre d'impressions a fait naître en lui certaines inclinations et certains sentiments : et ces dispositions acquises, qui paraissent chez l'animal gravées en traits plus distincts et plus fermes que dans la plante, s'y perpétuent aussi plus sûrement de race en race, et montrent aux yeux les plus irréfléchis combien le génie de l'observation et de l'expérience peut améliorer les choses autour de nous ». (*Op. cit.*, t. II, pp. 4-7).

N'est-ce pas là déjà toute la théorie de LAMARCK ? le milieu, les conditions extérieures agissant sur l'organisme vivant, pour le modifier, par l'intermédiaire des aptitudes nouvelles, imposées par les circonstances, des dispositions acquises, devenues héréditaires.

« L'empire des habitudes — dira ailleurs CABANIS — ne se borne pas à ces profondes et ineffaçables empreintes, qu'elles laissent chez chaque individu : elles sont encore, du moins en partie, susceptibles d'être transmises par la voie de la génération. Une plus grande aptitude à mettre en jeu certains organes, à leur faire produire certains mouvements, à exécuter certaines fonctions ; en un mot, des facultés particulières, développées à un plus haut degré, peuvent se propager de race en race ; et si les causes déterminantes de l'habitude première ne discontinuent point d'agir pendant la durée de plusieurs générations successives, il se forme une nouvelle nature acquise, laquelle ne peut, à son tour, être changée qu'autant que ces mêmes causes cessent d'agir pendant longtemps, et surtout, que des causes différentes viennent imprimer à l'économie animale une autre suite de déterminations. Des impressions particulières, mais constantes et toujours les mêmes, sont donc capables de modifier les dispositions organiques, et de rendre leurs modifications fixes dans les races. Or, les impressions les plus constantes et les plus invariables sont incontestablement celles qui tiennent à la nature même des lieux, etc... » (*Ibid.*, p. 147).

Certes, il ne saurait venir à la pensée de personne de prétendre diminuer, au profit d'un rival, le mérite de LAMARCK, mérite immense et impérissable. Mieux que tout autre, avec plus de force, de suite,

d'ampleur démonstrative, LAMARCK, dans sa théorie, a déroulé l'enchaînement des phénomènes, analysé la nature et la succession des causes et des effets. Mais cette théorie, sera-t-il permis de dire encore qu'elle lui appartient sans partage? Nous ne le pensons plus, maintenant que nous avons vu CABANIS la formuler de son côté, d'une façon, il est vrai, un peu moins arrêtée, avec moins de cohésion surtout, ainsi que le voulait peut-être un ouvrage comme le sien, dont l'objet était autre, et où cette théorie ne pouvait figurer qu'à un plan secondaire.

Sur la question de priorité, il ne semble pas qu'il y ait de débat possible. Si, pour accorder la priorité à LAMARCK, on alléguait que celui-ci avait, avant la publication de la *Philosophie zoologique*, exposé ses idées, l'ébauche première de sa doctrine, dans le discours d'ouverture du cours sur les animaux invertébrés, prononcé le 21 floréal an VIII au Muséum d'histoire naturelle ⁽¹⁾, il serait facile de répondre que les six premiers mémoires de CABANIS, lus à l'Institut national dans le courant de l'an IV et le commencement de l'an V, faisaient déjà pressentir les développements particuliers dont il a été parlé ci-dessus, et qui furent publiés en l'an X avec l'ouvrage complet. « L'action lente et graduelle des habitudes », sur les changements de la constitution, la transmission héréditaire de ces mêmes habitudes, n'y étaient pas passées sous silence ⁽²⁾. Remarquons, d'autre part, que nul indice, fût-ce le plus faible, n'autorise à soupçonner que le médecin philosophe des *Rapports du physique et du moral* ait eu connaissance des vues de LAMARCK, tandis que LAMARCK, au contraire, — et c'est lui-même qui nous l'apprend — n'a point ignoré CABANIS. Disons plus : en le critiquant comme il l'a fait, dans le *Discours préliminaire* de la *Philosophie zoologique* (édit. CH. MARTINS, t. I, pp. 24-27), il a reconnu implicitement, mais sans équivoque, ce qu'il lui devait. Comment donc l'attention n'a-t-elle été attirée, à aucun moment, sur un précurseur désigné de cette sorte et par un tel témoin?...

(1) *Système des animaux sans vertèbres*, Paris, an IX.

(2) Voir le paragraphe XI du sixième mémoire (t. I, pp. 406-408). — Ajoutons que le neuvième mémoire, qui a fourni une partie importante des citations que nous avons faites, fut composé avant 1800, date à laquelle CORAY publia sa traduction du *Traité des airs, des eaux et des lieux* d'HIPPOCRATE. « Si je ne me suis pas servi de la traduction du citoyen CORAY, c'est que j'avais écrit ce Mémoire avant qu'elle parût... », dit en effet CABANIS, dans une note placée à la suite d'une phrase d'HIPPOCRATE (t. II, p. 134).

On regrettera toujours qu'une fin prématurée, précédée par la maladie, n'ait pas permis à CABANIS de pousser plus loin dans un ordre d'idées et une voie de recherches dont son esprit si lumineux avait deviné toute la portée. « J'avais espéré — lisons-nous, à la fin de la préface des *Rapports du physique et du moral*, — pouvoir joindre aux Mémoires dont cet écrit est composé, le tableau d'une suite d'expériences sur les dégénérationes et les transformations animales et végétales. Quelques essais m'avaient fait regarder ces expériences comme propres à jeter du jour sur les circonstances qui déterminent la production des êtres organisés. Mais des dérangements de santé presque continuels m'ont forcé d'interrompre ce travail, et d'en remettre la continuation à d'autres temps. Je me propose de le reprendre aussitôt que cela me sera possible ; et si les résultats me paraissent dignes d'intéresser le public, je me ferai un devoir de lui rendre un compte scrupuleux des faits que j'aurai observés ».

Mais si les espèces se suivent, se transforment, les individus, eux, subissent la loi du sort, plus dure, par ses conséquences, à l'individu humain qu'à tout autre : trop souvent, lorsqu'il disparaît (CABANIS nous en est un exemple), *pendent opera interrupta* !...





PLANCHE I.

Planche I.

C.h., corne de l'hyoïde. — *d.*, dépresseur de la mâchoire inférieure. — *d.a.*, faisceau antérieur ou cranien du dépresseur. — *d.m.*, faisceau moyen du dépresseur. — *d.p.*, faisceau postérieur ou rachidien du dépresseur. — *d.pr.*, faisceau profond du dépresseur. — *d.s.*, faisceau superficiel du dépresseur. — *d.s.e.*, lame externe du feuillet superficiel du dépresseur. — *d.s.i.*, lame interne du feuillet superficiel du dépresseur. — *m.*, mandibule. — *o.*, oreille. — *p.*, peaucier. — *p.m.*, muscle pétro-maxillaire. — *t.o.*, trou occipital.

- Fig. 1. — Grenouille verte (*Rana esculenta* L.) région postérieure de la tête vue de profil.
- Fig. 2. — Lézard vert (*Lacerta viridis* L.) région postérieure de la tête vue de profil et un peu dorsalement.
- Fig. 3. — Salamandre tachetée (*Salamandra maculosa* LAUR) région postérieure de la tête vue de profil.
- Fig. 4 et 5. — Axolotl (*Siredon pisciformis* SHAW) région postérieure de la tête vue de profil.
- Fig. 6. — Crotale durisse (*Crotalus durissus* L.) région postérieure de la tête vue en-dessus.
- Fig. 7. — Tortue rayonnée (*Testudo radiata* SHAW) région postérieure de la tête vue de profil.
- Fig. 8. — Caméléon vulgaire (*Chamaeleon vulgaris* Cuv.) région postérieure de la tête vue de profil.
- Fig. 9. — Engoulevent commun (*Caprimulgus europæus* L.) tête vue par sa face occipitale.
- Fig. 10. — Engoulevent commun (*Caprimulgus europæus* L.) région postérieure de la tête vue de profil.
- Fig. 11. — Guillemot à capuchon (*Uria troile* L.) région postérieure de la tête vue de profil.
- Fig. 12. — Guillemot à capuchon (*Uria troile* L.) région postérieure de la tête vue de trois quarts, la lame externe du faisceau superficiel est érignée.
- Fig. 13. — Oie domestique (*Anser cinereus domesticus* MEY.) région postérieure de la tête vue de profil; le faisceau superficiel est érigné.
- Fig. 14. — Chrysotis amazone (*Chrysotis amazonicus* L.) tête vue par sa face occipitale.
- Fig. 15. — Chrysotis amazone (*Chrysotis amazonicus* L.) région postérieure de la tête vue de profil.
- Fig. 16. — Plongeon lumne (*Colymbus arcticus* L.) région postérieure de la tête vue de profil.
-

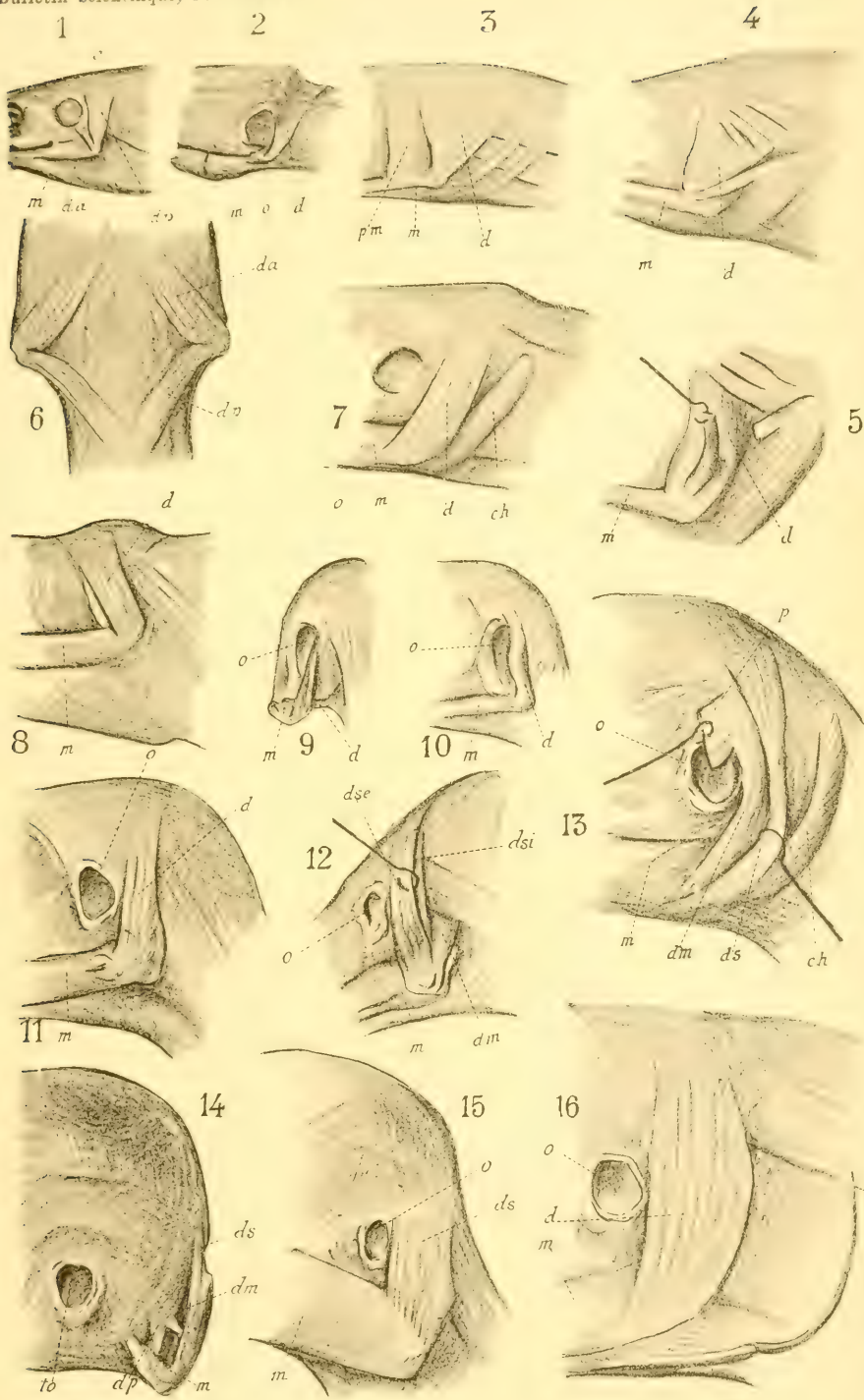


PLANCHE II.

Planche II.

C.h, corne de l'hyoïde. — *d*, dépresseur de la mâchoire inférieure. — *di*, digastrique. — *d.m*, faisceau moyen du dépresseur. — *d.pr*, faisceau profond du dépresseur. — *d.s*, faisceau superficiel du dépresseur. — *m*, mandibule. — *m.a*, muscle mandibulo-auriculaire. — *p.mu*, portion musculaire. — *p.t*, portion tendineuse. — *o*, oreille. — *t*, formation tendineuse. — *t.j*, transverse jugulaire — *t.o*, trou occipital.

Fig. 1. — Goéland brun (*Larus fuscus* L.) région postérieure de la tête, vue un peu de trois quarts ; la corne de l'hyoïde est abaissée.

Fig. 2. — Goéland brun (*Larus fuscus* L.) région postérieure de la tête vue de profil.

Fig. 3. — Oryctérope du Cap (*Orycteropus capensis* GEOFFR.) région postérieure de la tête vue de profil.

Fig. 4. — Oryctérope du Cap (*Orycteropus capensis* GEOFFR.) insertion de la formation tendineuse sur la mandibule.

Fig. 5. — Œdienème criard (*Œdienemus crepitans* TEMM.) tête vue par sa face occipitale.

Fig. 6. — Chien (*Canis familiaris* L.) région postérieure de la tête vue de profil.

Fig. 7. — Blaireau (*Meles taxus* PALL.) région postérieure de la tête vue de profil.

Fig. 8. — Renard (*Canis vulpes* L.) région postérieure de la tête vue de profil.

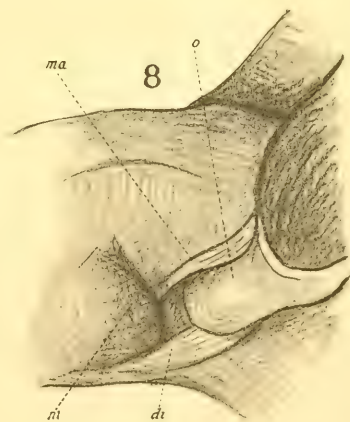
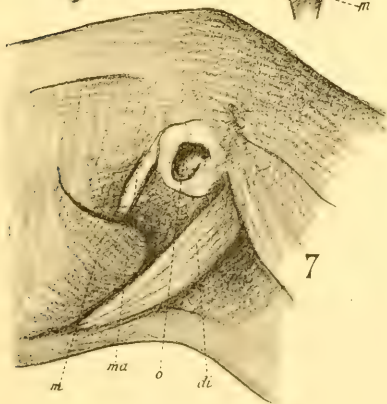
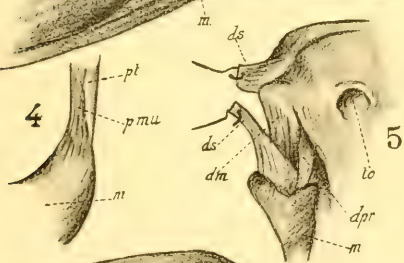
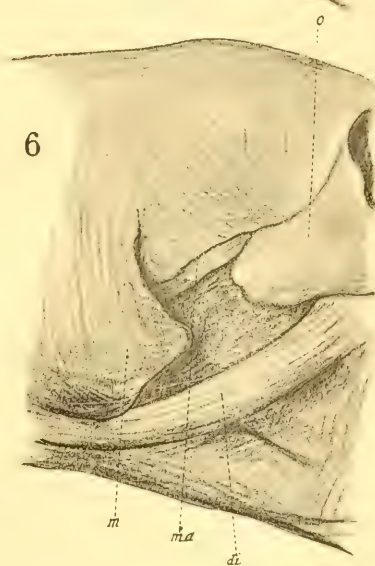
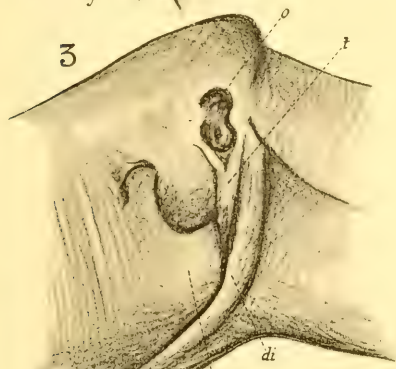
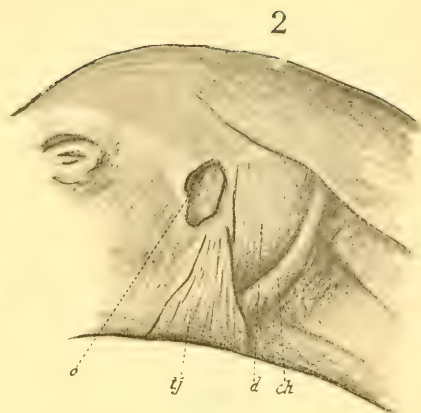
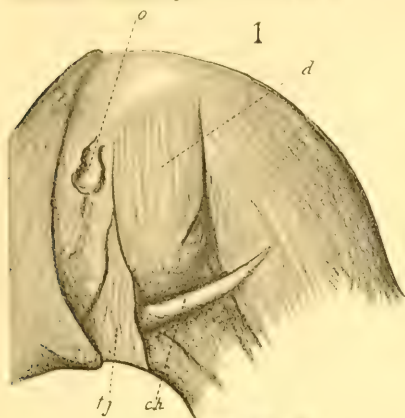


PLANCHE III.

Planche III.

- Fig. 1 et 2. — *Sibine bonaerensis* BERG, chenille à l'état d'hypnodie, telle qu'elle se trouve dans un cocon pendant l'hiver. — Fig. 1, Cocon fixé sur une écorce de Poirier et ouvert pour montrer la chenille, grandeur naturelle. — Fig. 2, Chenille sortie du cocon, très grossie.
- Fig. 3. — Branche de Poirier portant à l'aisselle d'une branche un groupe de quatre cocons : *a*, chrysalide de *Sibine* soulevant l'opercule qu'elle a découpé dans le cocon ; *b*, dépouille de la chrysalide laissée par le Papillon
- Fig. 4. — Cocon avec opercule découpé par la chrysalide de *Sibine*.
- Fig. 5. — Cocon avec opercule découpé par la nymphe du parasite, le *Systropus conopoïdes* KÜNCKEL.
- Fig. 6 et 7. — Chrysalide du *Sibine*. — Fig. 6, profil. — Fig. 7, face ventrale ; *p*, pointe frontale.
- Fig. 8 et 9. — *Sibine bonaerensis* BERG, adultes dans leurs attitudes naturelles, vus de face et de profil.
-



LES LÉPIDOPTÈRES LIMACODIDES
ET LEURS DIPTÈRES PARASITES.

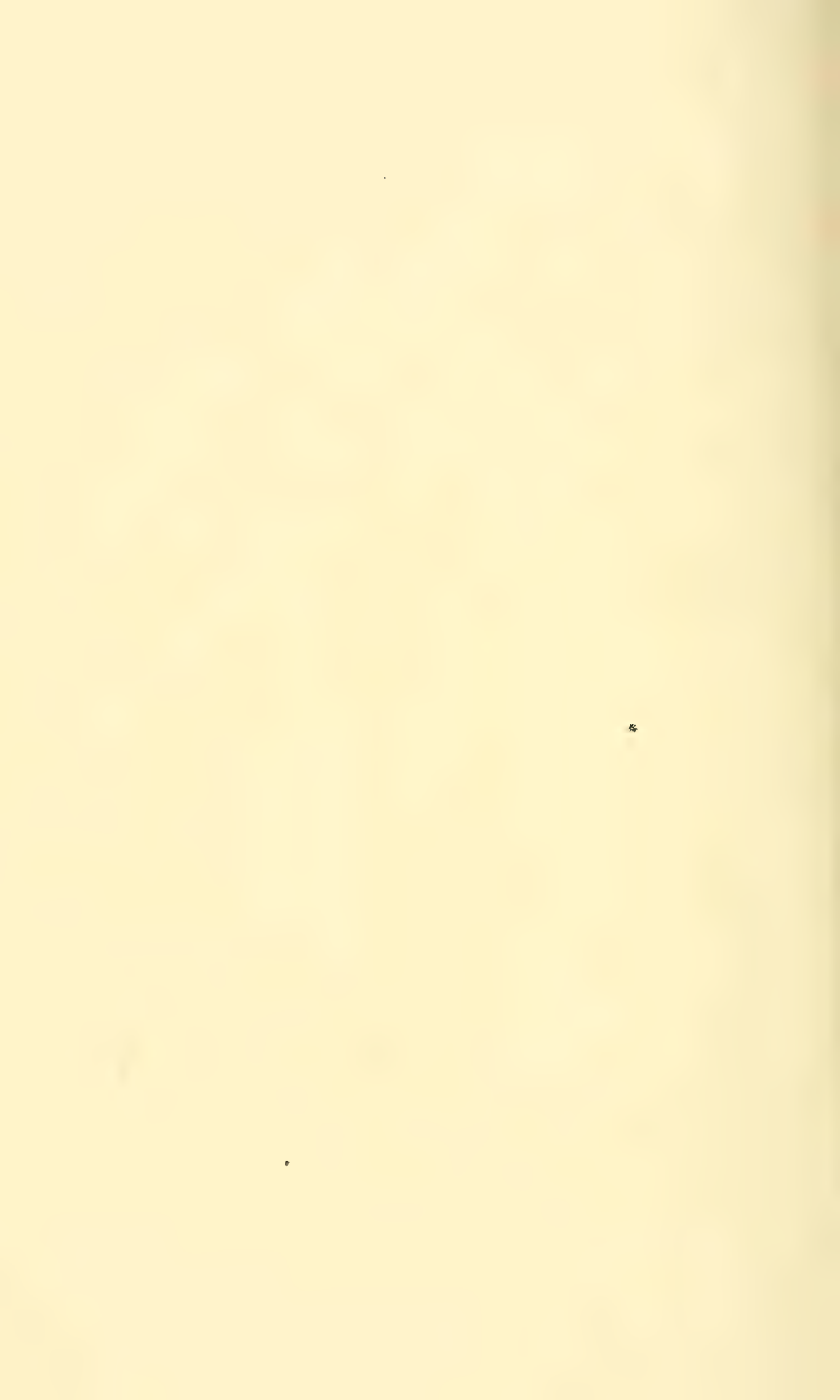


PLANCHE IV.

Planche IV.

- Fig. 1. — *Systropus conopoïdes* KÜNCKEL, larve à l'état d'*hypnodie*, telle qu'elle se trouve dans le cocon du *Sibine* pendant l'hiver, grandeur naturelle.
- Fig. 2, 3 et 4. — Nymphes de *Systropus*, telles qu'elles sont dans le cocon du *Sibine* avant d'entrer en activité, vues de profil et de face en dessus et en dessous.
- Fig. 5 et 6. — Dépouilles de nymphes, de grandeur naturelle, vues de profil et par la face ventrale ; *p*, pointe frontale. — Les dépouilles montrent très exactement quel est l'accroissement de volume des nymphes lorsqu'elles ont rempli leur tube digestif d'air au moment où elles entrent en action pour découper avec leur pointe frontale un opercule dans le cocon du *Sibine*.
- Fig. 7 et 8. — Pointe frontale du *Sibine bonaerensis*, très grossie, vue de face et de profil.
- Fig. 9 et 10. — Pointe frontale du *Systropus conopoïdes*, très grossie, vue de face et de profil.
- Fig. 11 et 12. — Extrémité de l'abdomen du *Systropus*, très grossie, vue de face et de profil.
- Fig. 13, 14 et 15. — *Systropus conopoïdes* KÜNCKEL, dans différentes attitudes. — Il est représenté après son dégonflement, c'est-à-dire lorsque son tube digestif s'est débarrassé de l'air qu'il contenait, et quand, en conséquence, il a perdu l'aspect d'un véritable *Bombyle*, pour prendre celui d'un *Conops*.
-



10



5



6



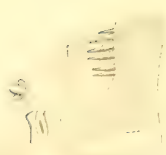
5



4



12



2



11



Planche V.

Appareil de mesures des échanges respiratoires en milieu aquatique
(D^r J.-P. BOUNHIOL)

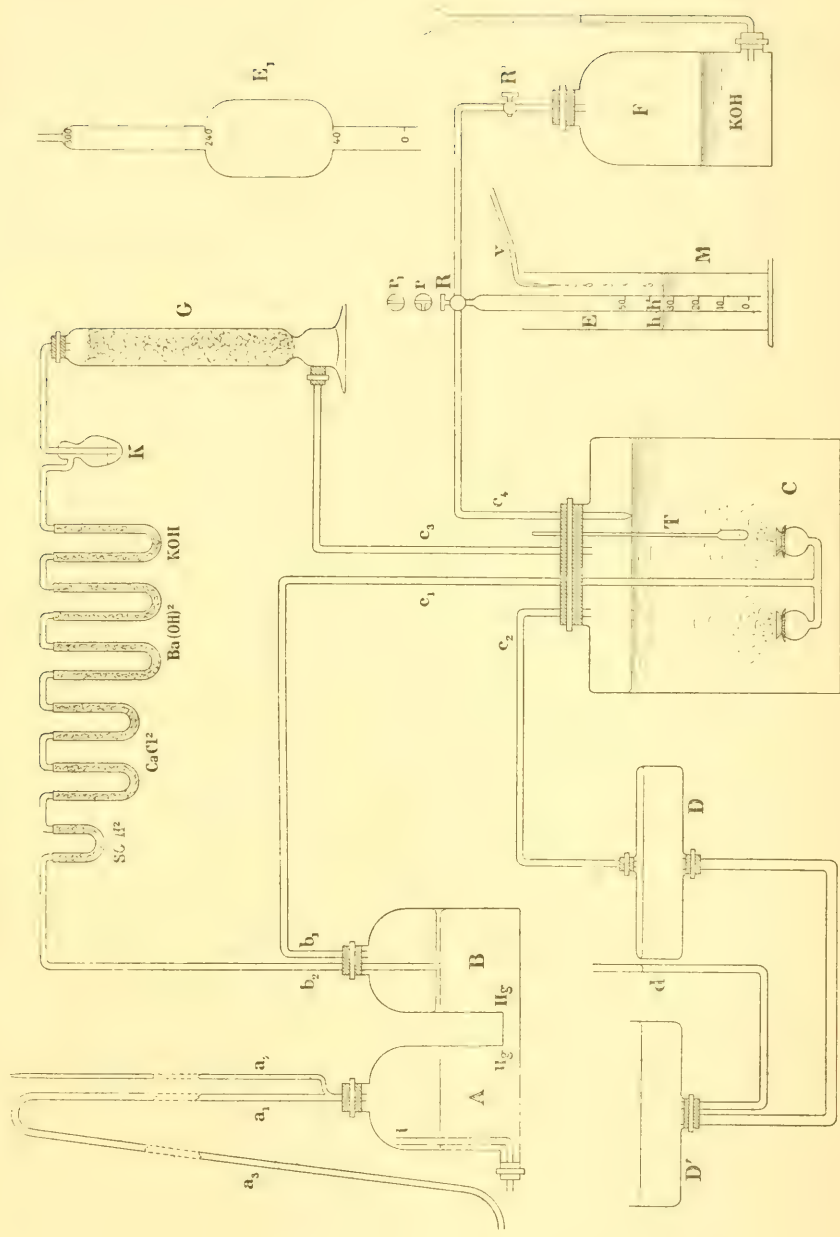


PLANCHE VI

Planche VI.

Toutes les figures relatives à cette planche ont été dessinées à la chambre claire d'après des préparations fixées à l'alcool et colorées à l'éosine-hémalun. Elles se rapportent aux phénomènes d'histolyse et d'histogenèse observés pendant la régénération des membres après autotomie chez un Phasme (*Raphiderus scabrosus*).

FIG. 1. — Changements s'opérant à l'intérieur de la papille.

Vers la périphérie se trouvent de nombreux amibocytes (*a*) et vers la région centrale des cellules étoilées (*ce*), anastomosées entre elles.

Un certain nombre d'amibocytes (*a*₁, *a*₂) renferment des débris cellulaires en voie de digestion ; beaucoup d'entre eux (*a*₃), surtout ceux qui occupent les positions les plus superficielles, sont altérés.
..... Gr. : 1.000

FIG. 2. — Fibres musculaires infiltrées par du tissu conjonctif.

Les fibres musculaires (*f*) coupées transversalement sont entourées de tissu conjonctif (*t.c*) sclérosant ; l'une d'elles (*f*₁) a subi la dégénérescence granuleuse Gr. : 400

FIG. 3. — Fibres musculaires infiltrées d'amibocytes (*).

(*f*), fibres musculaires ayant subi un mouvement de torsion lors de la formation de la papille spiralée ; (*a*), amibocytes. Gr. : 1.000

FIG. 4. — Fibres musculaires en voie de destruction (*).

(*f*), fibres musculaires ; (*a*), amibocytes ; (*t*), trachée. La fibre musculaire (*f*₁) est érodée par des amibocytes (*a*₁) Gr. : 1.200

FIG. 5. — Fibres musculaires de néoformation (*).

(*f*), fibres musculaires ; (*h*), hypoderme Gr. : 1.000

(*) *N.B.* — Les figures 3, 4 et 5 de cette planche correspondent toutes les trois à des détails agrandis de la préparation que représente la figure 19 du texte. Les deux premières (3 et 4) sont des points pris dans les régions (*a*, *b*) de la figure 19 ; la troisième (fig. 5) est un agrandissement de la région (*m.n*) avec paroi hypodermique (*h*) de la papille (*p*₁).

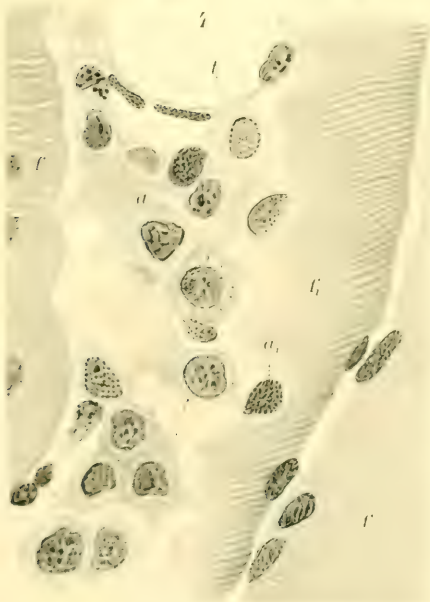
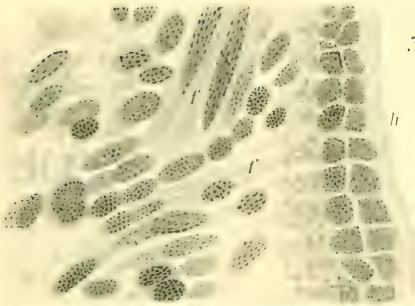
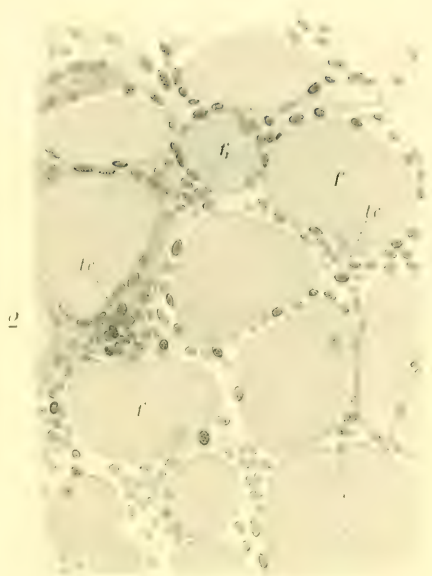
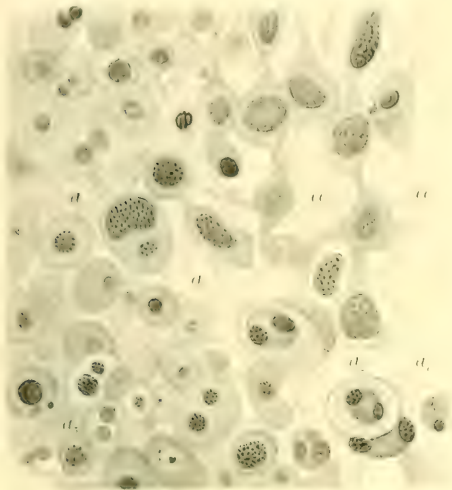
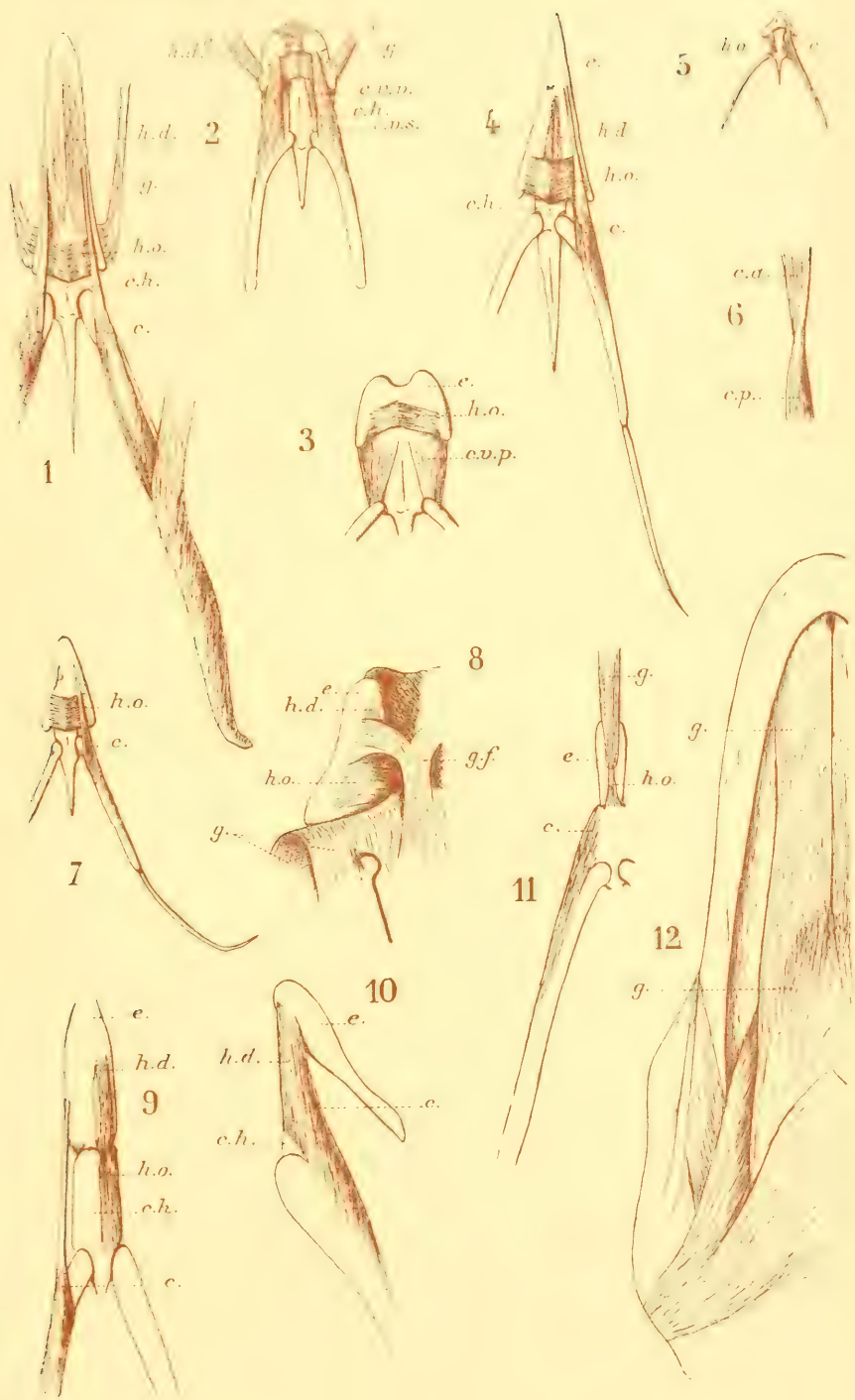


PLANCHE VII.

Planche VII.

c., cérato-glosse. — *c.a.*, ventre antérieur du cérato-glosse. — *c.h.*, corps de l'hyoïde. — *c.p.*, ventre postérieur du cérato-glosse. — *c.v.p.*, faisceau ventral profond du cérato-glosse. — *c.v.s.*, faisceau ventral superficiel du cérato-glosse. — *e.*, entoglosse. — *g.*, génio-glosse. — *g.f.*, faisceau réfléchi du génio-glosse. — *h.d.*, hyo-glosse droit. — *h.o.*, hyo-glosse oblique. — *l.*, lingual.

- Fig. 1. — Aigle impérial (*Aquila imperialis* BECHST.).
 Fig. 2. — Chrysotis amazone (*Chrysotis amazonica* L.); couche superficielle.
 Fig. 3. — Chrysotis amazone (*Chrysotis amazonica* L.); couche profonde.
 Fig. 4. — Dindon domestique (*Meleagris gallopavo domestica* L.).
 Fig. 5. — Huppe (*Upupa epops* L.).
 Fig. 6. — Courlis corlieu (*Numenius minor* L.); portion moyenne du cérato-glosse.
 Fig. 7. — Geai ordinaire (*Garrulus glandarius* L.).
 Fig. 8. — Autruche (*Struthio camelus* L.); le génio-glosse est rabattu en arrière pour montrer l'insertion du faisceau réfléchi.
 Fig. 9. — Canard domestique (*Anas boschas domestica* L.).
 Fig. 10. — Autruche (*Struthio camelus* L.); figure destinée à montrer l'union intime du cérato-glosse et de l'hyo-glosse droit.
 Fig. 11. — Fou de Bassan (*Sula bassana* BRISS.).
 Fig. 12. — Autruche (*Struthio camelus* L.).



MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 02247

1285

